Untersuchungen
über
das Bewegungssehen
bei Aeschnalarven, Fliegen und Fischen.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

genehmigt

von der Philosophischen Fakultät

der Friedrich-Wilhelms-Universität

zu Berlin.

Von

Mercedes Gaffron

aus Lima.

Tag der mündlichen Prüfung: 14. Dezember 1933

Tag der Promotion: 28. Februar 1934

1 9 3 4

Dissertationsdruckerei und Verlag Konrad Triltsch, Würzburg.

194

Referenten:
Dr. Mathilde Hertz.
Prof. R. Hesse.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

A. Problemstellung 299
B. Versuchsanordnung 301
C. Versuche mit *Aeschna*-Larven 302
1. Allgemeines Verhalten im Drehzylinder 302
2. Versuche über induzierte Objektbewegung 304
3. Versuche über die Nachwirkung von Bewegung 306
4. Versuche mit variierten Beuteobjekten 307
5. Bewegungstäuschung durch passive Eigenbewegung. 309
6. Verhalten im Drehzylinder kurz vor dem Schlüpfen 310
D. Versuche mit Stubenfliegen 310
1. Allgemeines Verhalten im Drehzylinder 310
2. Drehreaktion bei variiertem Muster 313
3. Gesehene Umfeldbewegung oder Menotaxis? 315
4. Die Zwangshaltungen der Insekten 316
5. Parallelversuche am Menschen 319
6. Versuche mit partieller Bewegung und partieller Blendung 320
7. Versuche über Bewegungssehschärfe 321
8. Versuche über stroboskopische Bewegung 324
a) Versuchsanordnungen und Vorversuche 324
b) Hauptversuch 329
E. Vergleichende Versuche mit Coccinelliden 331
F. Versuche über stroboskopische Bewegung bei Fischen 332
G. Zusammenfassung der Ergebnisse 336
Literaturverzeichnis 337

A. Problemstellung.

Gesehene Bewegung ist beim Menschen ein spezifisches, nicht weiter zurückführbares Phänomen. Es tritt im einfachsten Fall dann auf, wenn die optische Abbildung oder Abbilder einzelner Gegenstände infolge einer tatsächlich stattfindenden äußeren Bewegung sich über die Retina verschieben. Völlig die gleiche Bewegungswahrnehmung kann aber unter bestimmten Voraussetzungen auch dann auftreten, wenn weder eine objektive äußere Bewegung des betreffenden Gegenstandes, noch eine retinale Verschiebung des Bildes von Seheinheit zu Seheinheit stattfindet. In solchen Fällen sprechen wir von Scheinbewegung. Einfache charakteristische Formen von Scheinbewegung sind das Bewegungs-

nachbild, die induzierte Bewegung und die stroboskopische Bewegung. Ein Bewegungsnachbild tritt dann auf (und zwar an beliebigen Gegenständen), wenn dauernde starke wirkliche Bewegungen im Gesichtsfeld vorangegangen sind, induziert nennen wir die scheinbaren Bewegungen ruhender Gegenstände, die auftreten, wenn andere Teile des Gesichtsfeldes sich in tatsächlicher Bewegung befinden, und von stroboskopischer Bewegung endlich sprechen wir, wenn Gegenstände in kontinuierlicher Bewegung gesehen werden, während die Abbildungen auf der Retina sprunghaft ihre Lage ändern. Alle diese Erscheinungen deuten darauf hin, daß der gesehenen Bewegung ein spezifischer zentral-physiologischer Vorgang entsprechen muß, der nicht einfach identisch sein kann mit dem Fortschreiten einer Erregung von einer afferenten Bahn zur nächsten.

Reaktionen auf für den Menschen sichtbare Bewegung sind beim Tier von je ungemein häufig beobachtet worden, ob es sich dabei aber um echte Bewegungswahrnehmung handelt, können wir nicht sagen, ehe nicht die Bedingungen, unter denen die Reaktionen erfolgen, genauer analysiert sind; hier wird die Aufgabe gestellt, das zu versuchen. Im groben lassen sich zwei Typen von Bewegungsreaktionen beim Tier unterscheiden: die Schnapp- oder Fluchtreaktionen der jagenden und gejagten Tiere und der ganze Komplex der sog. optomotorischen Orientierungsreaktionen. In allen diesen Fällen scheint das Verhalten der Tiere an tatsächlich stattfindende äußere Bewegungsvorgänge und eine kontinuierliche Verschiebung der optischen Abbildung von Seheinheit zu Seheinheit unmittelbar gebunden zu sein. Wenn es uns aber gelingt nachzuweisen, daß unter den Bedingungen, die beim Menschen für das Auftreten von Scheinbewegungen gelten, die entsprechenden Reaktionen auch gegenüber tatsächlich und im Abbild ruhenden oder sprunghaft verlagerten Gegenständen auftreten, dann dürfen wir den Schluß ziehen, daß dem menschlichen Bewegungssehen verwandte Phänomene auch beim Tiere auftreten. Wir müssen dann auch für unsere Versuchstiere annehmen, daß es einen für gesehene Bewegung spezifischen physiologischen Vorgang gibt, der nicht einfach identisch ist dem Fortschreiten einer Erregung von einer optischen Einheit zur nächsten.

Unsere Aufgabe berührt sich mit den Fragestellungen, die die menotaktischen (oder Lichtkompaß-) Reaktionen betreffen, denn methodisch spielen in diesen Untersuchungen gedrehte und also bewegte Umfelder eine bedeutende Rolle; es muß aber betont werden, daß der Begriff der Menotaxis (in der Formulierung von Kühn) oder der Lichtkompaßreaktion (nach v. Buddenbrock) nichts enthält, was auf die Frage hindeutet, ob die beobachteten Reaktionen etwas mit Bewegungswahrnehmung zu tun haben oder nicht. Ganz allgemein kann gesagt werden, daß die optomotorischen Reaktionen im weitesten Sinne nur zweierlei Ursachen haben können: entweder reagiert das Tier auf die *gesehene Bewegung* im Sinne der wahrgenommenen Bewegungs*richtung* oder es reagiert

auf die *wahrgenommene Lageänderung* mit einer *Korrektur*bewegung, die geeignet ist, die ursprüngliche Situation auf dem kürzesten Wege wiederherzustellen. Es scheint mir richtig, in diesem letzteren Falle von Menotaxis im *engeren Sinn* oder von Lichtkompaßreaktion zu sprechen[1]. Zu Beginn unserer Untersuchungen hielten wir es allerdings für möglich, einen Zusammenhang zwischen Lichtkompaßreaktion und stroboskopischer Scheinbewegung zu finden. Das ist nicht gelungen, es ergibt sich vielmehr innerhalb der optomotorischen Reaktionen eine scharfe Scheidung zwischen den im folgenden nachgewiesenen echten Bewegungsreaktionen und einem typisch menotaktischen Verhalten.

Als Versuchstiere kommen für uns nur solche in Betracht, die — sei es mit Ziel- und Schnapp-, sei es mit Orientierungsbewegungen — scharf und zuverlässig auf sichtbare Bewegung reagieren. Unter verschiedenen Insektenformen, mit denen ich die Untersuchung begann, reagierten im einen Fall die *Aeschna*-Larven, im anderen Fliegen *(Pollenia atramentaria, Musca domestica* und *Calliphora vomitoria)* weitaus am besten, so daß ich schließlich alle entscheidenden Versuche mit ihnen ausführte. Als Vergleichsobjekte kamen Coccinelliden hinzu und, als Vertreter der niederen Wirbeltiere, Elritzen und Stichlinge.

Ich danke Fräulein Dr. Hertz bestens für Überlassung des Themas, sowie für ihre wertvollen Ratschläge und tätige Hilfe und Herrn Prof. Dr. R. Goldschmidt für den Arbeitsplatz am Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie.

B. Versuchsanordnung.

Zur Erzeugung von sichtbarer Bewegung diente in allen Fällen Drehscheibe und Drehzylinder.

Die ersten Versuche mit Insekten, die auf eine Drehscheibe gesetzt wurden, stammen von Radl (20) aus dem Jahre 1903. *Coccinella, Musca, Apis, Vespa, Locusta* und viele andere reagierten auf eine Drehung der Scheibe mit Drehung im entgegengesetzten Sinn: sie beschrieben Kreise oder drehten sich bei schnellerer Geschwindigkeit um sich selbst. Radl, der die Versuche im Zimmer machte, führt diese Reaktion auf das Einhalten einer festen Orientierung gegen das Licht (das Fenster) zurück, d. h. wie er meint, auf Phototropismus und begründet diese Auffassung damit, daß bei Dunkelheit oder Abblenden alles seitlich einfallenden Lichtes die Reaktion ausbleibt. Dabei ist aber nicht berücksichtigt, daß bei Dunkelheit und höchstwahrscheinlich auch bei seiner Methode des Abblendens, die Radl nicht beschreibt, zugleich mit dem Fensterbild jede weitere optische Gliederung des Gesichtsfeldes verschwindet, so daß auch alle Reaktionen, die durch Verschiebung von Konturen auf dem Auge hervorgerufen werden könnten, ausbleiben müssen.

Schlieper (23) hat 1927 mit einer Versuchsanordnung gearbeitet, die im Prinzip der Drehscheibenanordnung Radls bei homogener Umfeldbeleuchtung entspricht und hat dieselben Drehreaktionen erhalten. Um eine gleichmäßige Beleuchtung zu erzielen, arbeitete er erst im Freien im Schatten, später in einem von

[1] Photomenotaxis und Lichtkompaßreaktion sind schon häufig als Synonyma gebraucht worden. Der Kühnsche Ausdruck „Festhalten an einer Reizverteilung" als Definition der Menotaxis hat ursprünglich keinen funktionellen Inhalt, er bezeichnet das Ergebnis einer Reaktion, nicht die Reaktion selbst.

zwei großen darüberhängenden Lampen gleichmäßig erhellten Zelt. Er setzte einen großen Glaszylinder, um den ein vertikal schwarz-weiß gestreifter Papierzylinder gelegt war, auf einen kleinen Drehtisch. In die Mitte des Zylinders wurde von oben ein Glasbehälter mit dem Versuchstier gehängt oder an einer Stativklammer befestigt. Im Gegensatz zu Radls Versuchen wurde hier das gemusterte Umfeld (der Streifenzylinder) um die ruhenden Tiere (*Rhopaloceren, Mantiden, Cocinella* usw.) gedreht. Wie auch meine Versuche bestätigen, spielt dieser Unterschied in der Anordnung keine Rolle, da es nur auf die relative Bewegung von Tier zu Umfeld ankommt. Die Reaktionen lassen sich hier nicht mehr durch Phototropismus erklären; sie werden jetzt als optomotorische Reaktionen oder im Kühnschen Sinne als „photomenotaktische" Reaktionen bezeichnet.

Mit derselben Anordnung macht W. Schulz (24) seine Versuche über die „Orientierung von *Notonecta* zum Licht und zur Strömung". Er stellt fest, daß ein Strömungssinn nicht vorhanden ist, da das Tier auf ein Vertragenwerden im Raum beim Fehlen optischer Marken nicht reagiert und daß das Beibehalten der Orienierung zur Umgebung rein optisch, photomenotaktisch, erfolgt.

Für meine Versuche ließ ich mir einen Drehtisch bauen, der gegen die vorigen Anordnungen verschiedene Vorteile bot (Abb. 8). Die Drehscheibe war in eine innere Kreisscheibe für die Behälter der Versuchstiere und einen darumgelegten Ring für den zu drehenden Streifenzylinder geteilt. Die Achse der inneren Kreisscheibe war frei beweglich in der Achse des Ringes gelagert. Durch kleine Riemenscheiben konnte eine Bewegung sowohl auf die Ring- wie auf die Kreisachse übertragen werden. Um andauernd gleichmäßig schnelle Bewegung zu erzielen, wurde mit einer kleinen Handkurbel gedreht und die Bewegung durch die Riemen entweder auf die Ringachse übertragen, dann drehte sich der Ring mit dem Musterzylinder um die Tiere, oder auf die innere Kreisachse, dann drehte sich die innere Kreisscheibe mit dem Tierbehälter gegen den ruhenden Streifenzylinder. Man konnte aber auch den ganzen Drehtisch einheitlich sich drehen lassen. In den meisten Versuchen wurde der Glasbehälter mit den Tieren mit einem kleinen Glaspodest auf die mit weißem Papier belegte innere Scheibe gestellt oder weißes Papier direkt unter den Tierbehälter gelegt. Auf diese Weise hatten die Tier im seitlichen und unteren Gesichtsfeld nur das Muster des Umfeldes und den homogen weißen Boden. (Ich bezeichne im folgenden der Einfachheit halber mit Umfeld das um die Tiere gedrehte Zylindermuster.) Bei Tageslicht war über der Zylinderöffnung nur die gleichmäßig weiße Zimmerdecke zu sehen; bei künstlicher Beleuchtung wurde eine Milchglasbirne mit weißem Schirm senkrecht darübergehängt. Das jeweils anzuwendende Muster wurde als 16 cm breites Band um einen Glaszylinder von 16 cm Höhe und 26 cm Durchmesser gelegt, der auf dem äußeren Ring stand. Das Muster war aus tiefschwarzem Silhouettenpapier geschnitten und auf weißes starkes Zeichenpapier geklebt. Die am häufigsten angewendeten Muster waren vertikale Streifen von 2,5 cm Breite in 2,5 cm Abstand oder von 1,25 cm Breite in 1,25 cm Abstand.

C. Versuche mit *Aeschna*-Larven.

1. Allgemeines Verhalten im Drehzylinder.

Am besten von allen Insekten, die ich in der Drehtischanordnung beobachtete, reagierten *Aeschna*-Larven und Fliegen. Die Reaktionsweise war aber bei diesen Tieren so verschieden, daß ich die späteren Versuche in zwei getrennten Versuchsreihen mit, den verschiedenen Reaktionsarten entsprechend angepaßten Bedingungen ausführte. Zunächst soll das Verhalten von *Aeschna*-Larven in der Drehtischanordnung beschrieben werden.

Aeschna-Larven sind bekannt als räuberische und gefrässige Tiere, sie haben eine ausgesprochene Fixierreaktion. Jeder optisch ausgezeichnete, nicht zu große Gegenstand bzw. jede Kontur eines Musters kann ihre Aufmerksamkeit erregen und die Fixierreaktion auslösen; zuverlässig tritt diese aber nur gegenüber bewegten Dingen ein. Bewegt sich z. B. ein Wasserfloh in ihrem Gesichtsfeld, so fahren die Tiere sofort herum, so weit, bis sie ihm ihre Medianebene zugedreht haben und verharren dann zunächst unbewegt, d. h. sie fixieren ihn. Durch Kopf- und Körperbewegungen halten sie in der Annäherung das Bild der Beute auf der Stelle deutlichsten Sehens fest. Der Schnappreflex tritt dann ein, wenn der bewegte Gegenstand diejenigen medialen Ommen reizt, deren Sehlinienschnittpunkte noch in der Reichweite des Labiums liegen (vgl. Baldus, 3). Er bleibt aus, wenn der Gegenstand aufhört, oder gar nicht erst beginnt, sich zu bewegen; das Tier fixiert ihn zwar noch einige Zeit, wendet sich dann aber von ihm ab. *Aeschna* reagiert auf jede auffällige Bewegung außerhalb ihres Behälters, z. B. das Vorbeibewegen der Hand oder eines Plastilinklümpchens entweder mit Fixierreaktion oder mit Flucht, je nach der Größe des Gegenstandes.

In der Drehtischanordnung reagieren die Tiere auf ein Streifenmuster von 2,5 cm breiten schwarzen Vertikalstreifen in 2,5 cm Abstand auf weißem Grund in der folgenden Weise: Schon vor Beginn der Bewegung hält sich *Aeschna* oft am Glasrande auf mit der Blickrichtung nach außen und scheint einen Streifenrand zu fixieren. (Bei breiteren Streifen kann man noch besser beobachten, daß ihre Meridianebene genau auf die *Kontur* eines Balkens gerichtet ist, nicht auf eine schwarze oder weiße Fläche). Wird nun das Muster gedreht, so wird zuerst nur der Kopf mitbewegt; dann bewegt sich das ganze Tier in der Drehrichtung mit. Bei langsamer Drehung geht es am Rande mit, bei schneller dreht es sich mehr auf der Stelle, dabei halb auf die Seite kippend. Oft dreht es sich zum Schluß in Schwimmstellung ganz auf den Rücken und verharrt dann in dieser Stellung, wobei der Körper stark in der Bewegungsrichtung gekrümmt ist. Bei langsamer Drehung wird deutlich an der Fixation einer Balkenkante festzuhalten versucht; bleibt das Tier in der Bewegung zurück oder schnellt es durch Wasserausstoßen der Bewegung voraus, so wird dann dem nächst vor ihm liegenden Balkenrand gefolgt. Im ganzen entspricht einer vollen Umdrehung des Drehzylinders nur eine $^2/_3$ oder $^3/_4$-Umdrehung des Tieres, welches am Rande folgt. Solange also nicht zu schnell gedreht wird, ist bei dem Tier ein auf das Verfolgen einer bestimmten Kontur gerichtetes Verhalten zu beobachten.

Die Art der Musterung des Drehzylinders ist keineswegs gleichgültig; eine systematische Prüfung der Wirkung verschiedener Gliederungsgrade des bewegten Umfelds ergab folgendes: Am besten wirkt eine gleichmäßige vertikale Schwarz-Weiß-Streifung mit 2—2,5 cm Konturen-

abstand. Jede Vergröberung des Musters schwächt die Wirkung ab. Nur wenige Tiere gehen noch bei einem Muster von acht Balken von je 2 oder 2,5 cm Breite in regelmäßigen Abständen auf den Zylinderumfang verteilt, mit. Alle versagen bei nur vier Balken in beliebiger Breite oder einer Vierteilung des Zylinders in schwarze und weiße Quadranten. Auch wenn in diesen letzten Schwarz-Weiß-Zylindern eine Kontur lange vor Augen liegt und anscheinend fixiert wird, gehen die Tiere bei einer einsetzenden Drehung nicht mit. Solange es sich um Vertikalstreifen handelt, und soweit das beschränkte Auflösungsvermögen nicht ins Spiel kommt, wächst also die Wirkung mit dem Grade der Gliederung des Musters, d. h. mit der *Anreicherung an Kontur.*

Auf ein bloßes *Versetzen* des Musters ohne sichtbare Bewegung reagieren die Tiere *niemals,* auch dann nicht, wenn man sie vor dem Versetzen einen Tag lang in demselben Musterzylinder — z. B. in dem Zylinder mit den schwarzen und weißen Quadranten — läßt und eine Einstellung auf eine der Konturen vor Beginn des Versuches zu beobachten ist. Die Abdeckung der Bewegung bei dem Versetzen des Musters geschieht, indem von oben ein weißer Papierzylinder zwischen Tierbehälter und Außenzylinder hineingeschoben und nach der Drehung des Außenzylinders um 20^0, 45^0, 90^0 rasch wieder entfernt wird. Inzwischen hat sich die *Aeschna* meist nicht bewegt und nimmt jetzt, falls sie sich überhaupt bewegt, in keinem Falle ihre alte Stellung relativ zum Muster wieder ein. Die *Aeschna*-Larven reagieren also immer nur auf *sichtbare Bewegung,* nicht im Sinne der Lichtkompaßversuche, bzw. menotaktisch im engeren Sinne (vgl. S. 301).

2. Versuche über induzierte Objektbewegung.

Die von Alverdes und O. Koehler genauer beschriebenen zuverlässigen Reaktionen auf bewegte Beuteobjekte und das eben charakterisierte Verhalten im Drehzylinder ermöglichten es, mit *Aeschna* Versuche über das Auftreten von Scheinbewegungen anzustellen. Das Vorkommen von induzierter Bewegung wurde bei einem der gewöhnlichen Drehversuche in überraschender Weise von einem der Tiere selbst demonstriert. Auf dem Boden des Tierbehälters, der bis zu 5 cm Höhe mit Wasser gefüllt war, lag in der Nähe des Randes auf der sonst homogenen weißen Unterfläche ein Stückchen Kot. Die *Aeschna* folgte wie gewöhnlich der Drehung des Streifenzylinders, machte aber plötzlich Halt, als das Stückchen Kot in Fixierrichtung kam, fixierte und schnappte. Meine *Aeschna*-Larven hatten bisher, wie ich schon betonte, ausschließlich nach bewegtem Futter geschnappt; Futter, das man vor ihren Augen fallen ließ, nahmen sie nicht mehr auf, sowie es still lag, und selbstverständlich befanden sich ständig Kotstückchen im Bassin, ohne daß nach ihnen geschnappt wurde. Also mußte sich dieses Kotstückchen im Augenblick des Zuschnappens für das Tier *in Bewegung* befunden haben.

Bisweilen, z. B. von ALVERDES (1), ist allerdings angegeben worden, daß man die *Aeschna* auch nach unbewegten, scharf konturierten Gegenständen schnappen sah; dies geschieht aber, wie BALDUS (3) berichtigt, nur dann, wenn die Larven selbst sich in schwimmender Bewegung befinden (vgl. S. 309). Auch sind die Kotstückchen durchaus nicht scharf konturiert oder besonders abgehoben.

Um die Beobachtung zu präzisieren, wurde ein 0,4 cm im Durchmesser messender Plastilinfleck in guter Fixierhöhe etwa $1^1/_2$ cm über dem Boden eines Aquariums mit *Aeschna*-Larven von außen an die Glaswand geklebt. Ein Tier fixierte das Klümpchen; da es sich nicht bewegte, schnappte es nicht danach. Darauf legte ich an die betreffende Wand das schwarz-weiße Streifenmuster und zog es langsam vorbei. Zuerst fixierte das Tier einen Streifen, folgte dann und schoß in der Mitbewegung unter dem Plastilinfleck hinweg. Bei der Rückwärtsbewegung kam der Plastilinfleck aber in Fixierrichtung; sofort blieb das Tier stehen, fixierte kurz und schnappte dann. Dieser Versuch wurde mit mehreren Tieren wiederholt und gelang regelmäßig. Bedingung war stets, daß das Objekt, auf das die Bewegung induziert wurde, in Fixierrichtung kam, vorher konnten die Tiere öfters darunter oder darüber her mit der Streifenbewegung mitgehen ohne zu reagieren. Bei dieser Anordnung ist allerdings anzumerken, daß in der Fixierrichtung des Tieres eine Bewegung sichtbar war, nämlich die der Streifenkonturen hinter dem Plastilinfleck, und das Verhalten der Tiere könnte also allenfalls als eine reine Objektverwechslung gedeutet werden. Aus der allerersten zufälligen Beobachtung ergibt sich aber schon, daß dies Überschneiden der bewegten Konturen mit dem Objekt keine Bedingung für den Schnappreflex ist, denn das Stückchen Kot lag auf dem homogenen weißen Untergrund. Um eine solche über einen unbewegten Zwischenraum wirkende Induktion im Versuch herzustellen, wurde in der Drehtischanordnung in 1 cm Höhe um den runden Tierbehälter ein weißes 2 cm breites Band gelegt, auf das ein schwarzer Kreis von 0,4 cm Durchmesser gemalt war. Bei der Drehung des Zylinders gingen die Tiere meist unterhalb des Bandes mit der Bewegung mit, und es kam selten vor, daß der Kreis in Fixierrichtung kam. Deshalb wurde die Streifenbewegung unterhalb des weißen Bandes auch noch zugedeckt, d. h. das Band ganz nach unten geschoben. Die Bewegung oberhalb wurde noch lebhaft genug verfolgt, und der Kreis kam dabei öfter in Fixierrichtung: Dann wurde jedesmal fixiert und geschnappt. Nach einer 0,4 cm dicken Holzkugel, die an einem dünnen Draht innen am Rand des Behälters hing, wurde sofort geschnappt, wenn hinter ihr das Streifenmuster gedreht wurde. Hing sie vor dem homogen weißen Band, während die schwarzen Balken nur oben vorbeizogen, war es wieder ziemlich schwierig, die Tiere überhaupt zum Fixieren zu bekommen; stießen sie beim Verfolgen der oberen Bewegung auf die Holzkugel, so klammerten sie sich daran fest und schauten nach oben. Trieb

man sie aber fort und kam dabei durch Zufall die Kugel in Fixierrichtung, so wurde sofort nach ihr geschnappt. Am leichtesten kamen Objekte am Boden oder am Rand des Tierbehälters bis in 2 cm Höhe in Fixierrichtung, daher wurden für die nun folgenden Versuche gemalte oder geklebte Objekte auf der weißen Unterlage oder auf einem Band von 2,5 cm Höhe, das um den Rand des Gefäßes, dicht über dem Boden, gelegt wurde, benutzt.

Nach diesen Versuchen steht bereits fest, daß es bei Insekten induzierte Objektbewegung, also eine typische Scheinbewegung gibt.

3. Versuche über die Nachwirkung von Bewegung.

Die Beobachtung der Induktion einer andauernd gesehenen Bewegung auf objektiv unbewegte Gegenstände im Gesichtsfeld führte weiter zur Behandlung der Frage eines etwaigen Bewegungsnachbildes. Radl erwähnt allerdings, daß er bei seinen Insekten in keinem Falle eine Nachwirkung der Drehung feststellen konnte. Auch meine Tiere zeigten nach langem Drehen und plötzlichem Anhalten des Drehzylinders kein auffälliges Verhalten, also nicht etwa Drehung im gegenseitigen Sinne oder ein allgemein motorisch aufgeregtes Verhalten. Um alle optischen Anhaltspunkte, die das Bewegungsnachbild stören könnten, auszuschalten, wurde nach etwa 10 Min. langem Drehen das Muster durch einen weißen Zylinder von kleinerem Durchmesser, der zwischen Behälter und Drehzylinder hineingestellt wurde, plötzlich verdeckt. Die Tiere blieben kurze Zeit unbeweglich, um sich dann in einer ganz beliebigen Richtung weiter zu bewegen. Ein Bewegungsnachbild ist auf diese direkte Weise also nicht festzustellen. Dagegen gelingt der Nachweis ohne weiteres im Anschluß an die eben beschriebenen Versuche. Im Behälter befinden sich kleine Steinchen und Kot und auf dem Bodenpapier einige bunte Flecken (also optisch ausgezeichnete Objekte, nach denen sofort geschnappt wird, wenn sie sich bewegen). Kommt nun nach Abdecken der vorangegangenen längeren Drehbewegung des Zylinders eines dieser Objekte zufällig in die Fixierrichtung eines Tieres, so wird es fixiert und nach ihm geschnappt: es muß also von dem Tier *in Bewegung* gesehen worden sein. Ob es sich um ein echtes Nachbild der vorangegangenen Bewegung handelt, ist nicht zu entscheiden, da wir nichts über die Richtung der Scheinbewegung erfahren; ich spreche deshalb nur von Nachwirkung. Die Dauer dieser Nachwirkung der gesehenen Bewegung wächst mit der Dauer der vorangegangenen Drehung, ist aber bei den einzelnen Tieren weitgehend verschieden; bemerkenswert ist auf jeden Fall, daß sie sich auf 5, 10 und oft über mehr als 30 Min. erstrecken kann. Die Reaktion auf die wahrgenommene Scheinbewegung läßt sich bei dieser Anordnung fast besser beobachten als bei der vorigen, da das ablenkende Mitgehen mit der wirklichen Bewegung nicht in Frage kommt.

Damit ist es gelungen, das Vorhandensein einer weiteren typischen Scheinbewegung nachzuweisen, die zum mindesten nahe Verwandtschaft mit einem Bewegungsnachbild hat. Da sich die Reaktionen unter den angegebenen Bedingungen beliebig häufig mit beliebig vielen Tieren reproduzieren lassen, kommt eine Verwechslung mit den sonst ausnahmsweise beobachteten Reaktionen gegenüber unbewegten Objekten hier sowenig in Frage, wie im Falle der induzierten Bewegung. Dagegen ist es umgekehrt möglich, daß Scheinbewegungen in früher beschriebenen Fällen auftraten, ohne daß die Ursache der Reaktion erkannt wurde (vgl. hierzu aber auch Abschnitt 5).

4. Versuche mit variierten Beuteobjekten.

Diese Nachwirkung der Umfelddrehung schien unter sonst gleichen Bedingungen nicht für alle Objekte gleich schnell abzunehmen. Die schwarze Holzkugel von 0,4 cm Durchmesser wurde z. B. längst nicht mehr angegriffen, wenn nach einem kleinen roten Fleck daneben noch öfters geschnappt wurde. Dies gab Anlaß genauer zu prüfen, inwieweit Formeigenschaften und Größe der Objekte die Schnappreaktion der Libellenlarven beeinflussen. Zunächst stellt sich heraus, daß zwischen flächigen Figuren und körperlichen Gegenständen nicht der geringste Unterschied gemacht wird. Z. B. wird nach einem roten Fleck genau so andauernd geschnappt wie nach einem roten Steinchen von derselben Größe. Man konnte also gemalte und wirkliche Objekte nebeneinander verwenden. Da der Ausfall der Versuche auch abhängig von der Beweglichkeit des Tieres ist (war es sehr unbeweglich, so konnte es geschehen, daß günstige Objekte überhaupt nicht erst in Fixierrichtung kamen), ist nur zu bewerten, ob, wenn fixiert, auch geschnappt wird, welche Objekte dabei früher, welche später unwirksam werden und welche Formeigenschaften diejenigen Objekte auszeichnen, nach denen nach der (relativ) längsten Zeit noch geschnappt wird. Eines der beiden Streifenmuster, die die beste Wirkung auf das Mitgehen der Tiere hatten, wurde ungefähr 7—15 Min. gedreht, jedenfalls so lange, bis das Tier nicht mehr am Rande mitging, sondern in der oben beschriebenen gekrümmten Stellung (S. 303) auf dem Rücken lag. Dann wurde das Muster abgedeckt und die Reaktion gegenüber den vorgelegten Formen beobachtet.

Auf ein weißes Papier waren geklebt: ein roter und ein schwarzer Kreis von 0,4 cm Durchmesser, zwei aus denselben Farbpapieren herausgerissene, also unregelmäßig zerfranst konturierte Flecke von ungefähr derselben Größe und ein roter „Punkt" von der Größe eines dicken Wasserflohs. Dieses Papier wurde unter den Boden des Behälters gelegt, so, daß die Objekte ziemlich gleichmäßig auf der Bodenfläche angeordnet waren. Die Tabellen 1 und 2 zeigen den Verlauf von zwei solchen Versuchen. In Tabelle 3 haben die Kreise 0,8 cm Durchmesser und 0,5 cm Abstand voneinander; auf der gegenüberliegenden Seite des Bodenpapiers ist der graue Fleck mit weichem Bleistift, der rote mit Buntstift aufgemalt, Durchmesser etwa 0,5 cm.

Tabelle 1[1]. Versuch mit *Aeschna* Nr. 13

schwarzer Kreis	—
roter Kreis	+
schwarzer Kreis	—
roter Fleck	++
roter Kreis	—

Tabelle 2. Versuch mit *Aeschna* Nr. 15

12,00	roter Kreis	—
12,04—12,14	gedreht	
12,18	roter Kreis	+
12,19	schwarzer Kreis	+
12,20	Punkt	++++++
12,22	schwarzer Kreis	—
12,28	roter Fleck	+
12,30	schwarzer Fleck	+
12,31	Punkt	++++++
12,35	schwarzer Kreis	—
12,36	schwarzer Fleck	+
12,41	roter Fleck	+
12,42	Punkt	++++
12,48	Punkt	—

Aus den Tabellen erkennt man, daß ein Objekt mit glatter Kontur die Reaktion weniger lange auslöst als eins mit unregelmäßiger Kontur; gleichzeitig ergibt sich eine Bevorzugung der roten Farbe. Da die Tiere auf kleine Punkte von 0,1—0,15 cm Durchmesser besonders heftig reagierten (s. die „Dauerangriffe", Tabelle 2) wurden noch Versuche mit Gegenüberstellung von größeren und sehr kleinen Objekten gemacht.

Wird ein solcher Punkt neben einen großen Kreis gezeichnet oder etwa ein toter Wasserfloh auf den Kreis gelegt, so wird nur nach dem Wasserfloh oder nach dem Punkt geschnappt. Eine Art „Raupenform", Länge 9 mm, Höhe 2,5 mm, aus dem perforierten Rand eines Schwarzpapiers abgeschnitten, hat ebenso guten Erfolg wie einzelne kleine Punkte. Sie ist ja auch deutlich aus „Punkten" zusammengesetzt. Tabelle 4 zeigt das Verhalten von *Aeschna* Nr. 14 gegen Ende eines Versuches, d. h. nachdem auf die größeren Figuren nicht mehr positiv reagiert worden ist. Kreise und Flecke haben die Maße wie in Tabelle 3.

Tabelle 3. Versuch mit *Aeschna* Nr. 10

schwarzer Kreis	—
roter Fleck	+
roter Kreis	++
grauer Fleck	+
roter Fleck	+
schwarzer Kreis	—
roter Kreis	—
roter Fleck	+
grauer Fleck	—

Tabelle 4. Versuch mit *Aeschna* Nr. 14

roter Kreis	—
„Raupe"	+
roter Fleck	—
Punkt	+
schwarzer Kreis	—
„Raupe"	+
roter Kreis	—
schwarzer Kreis	—
Wasserfloh	+

Tabelle 5. Versuch mit *Aeschna* Nr. 13

roter Fleck	+
schwarzer Kreis	—
roter Kreis	—
schwarzer Fleck	+
roter Fleck	+
Pause, in der die toten Wasserflöhe aufgelegt werden.	
Wasserfloh auf schwarzem Kreis	+
Wasserfloh auf schwarzem Fleck	+
roter Kreis	—
schwarzer Kreis	—
roter Fleck	+
schwarzer Fleck	—

Der Versuch wird ohne die kleinen Punktfiguren wiederholt, statt dessen wird auf den schwarzen Kreis und grauen Fleck während des Versuchs je ein toter Wasserfloh gelegt (Tabelle 5).

[1] Die + und — Zeichen bedeuten den *nach Fixation des Objekts* eingetretenen oder nicht eingetretenen Schnappreflex. Sie sind in ihrer zeitlichen Aufeinanderfolge von oben nach unten eingetragen.

Das Gesamtergebnis läßt sich folgendermaßen darstellen:

rot	wirkt	länger	als	schwarz
unregelmäßig konturiert	„	„	„	glatt konturiert
klein	„	„	„	groß

Ob diese Bevorzugungen so zu verstehen sind, daß die Eigenschaften der betreffenden Objekte die Scheinbewegung begünstigen oder ob wir es nicht vielmehr mit einer von vornherein bestehenden Überlegenheit der ausdauernder geschnappten Objekte zu tun haben, die erst bei extrem abgeschwächter Bewegung differenzierbar wird, läßt sich einstweilen nicht entscheiden. Im übrigen geht das Ergebnis dem parallel, was über eine stärkere Drehwirkung der Muster mit zahlreicheren Streifen festgestellt wurde: *Konturreichtum begünstigt auch hier die optische Reaktion* (vgl. Hertz, 11). Aus der Überlegenheit von Rot gegen Schwarz sollen wegen der Beiläufigkeit der Beobachtung keine weiteren Schlüsse gezogen werden, wenn auch die Untersuchungen O. Koehlers (10) ein Farbunterscheidungsvermögen zumindest für Gelb und Blauviolett sichergestellt haben.

Wem die eben dargestellten Unterscheidungen im Hinblick auf das geringe relative Auflösungsvermögen des Libellenauges unbegreiflich erscheinen, der möge bedenken, daß in der extremen Annäherung (vor dem Zuschnappen) sich für beschränkte Bildteile gerade aus den Bedingungen des Insektenauges eine hohe *absolute* Auflösung ergibt.

5. Bewegungstäuschung durch passive Eigenbewegung.

Als auffällige Einzelerscheinung aus einem Versuch mit *Aeschna* Nr. 10 kam ein Schnappen nach einem unbewegten Objekt auch in meinen Versuchen vor. Die Larve kam in schneller Schwimmbewegung (sie war auf einen Bewegungsreiz hin geflohen) zufällig direkt auf die ins Wasser hängende kleine Holzkugel zu und schnappte sofort. Dann ließ sie sich absinken, näherte sich der Kugel jetzt auf dem Boden schreitend und fixierte sie, aber der Schnappreflex trat diesmal nicht ein.

Diesen Vorgang verstehe ich so: Die Bewegung einer Abbildung über das Auge kann nicht allein genügen, um bei *Aeschna* den Schnappreflex auszulösen, sonst würde ja das schreitende Tier dauernd nach allen Konturen schnappen. Offenbar tritt das Vorschleudern der Maske erst dann ein, wenn die Bewegungswahrnehmung auch bei der *unbeweglichen Haltung* — die für die Fixation des Beuteobjektes bezeichnend ist — *andauert*; das trifft für die wirkliche wie für die Scheinbewegung zu. Für die schwimmende Larve, die nach einem Vorstoß in starrer Haltung durch das Wasser schießt und sich schließlich absinken läßt, ist es, wenn eventuelle sekundäre Anhaltspunkte versagen, z. B. bei homogenem Umfeld, gar nicht möglich zu unterscheiden, daß sie sich selbst in einer Relativbewegung zum Beuteobjekt befindet: *der Gegenstand muß ihr also bewegt erscheinen.*

Meine Erklärung trifft auch die Beobachtungen von Alverdes, wenn die Einschränkung von Baldus gilt, daß das Schnappen nach unbewegten Gegenständen nur bei Larven vorkommt, die sich in schwimmender Bewegung befinden. Auch bei den von mir beobachteten Dauerangriffen auf kleine Punkte an der Glaswand kann passive Eigenbewegung des Tieres das Immerwiederzuschnappen erklären, denn bei jedem Zuschnappen prallt es von der Glaswand zurück, befindet sich also wiederholt in einer passiven Bewegung, die das kleine Objekt immer wieder bewegt erscheinen läßt.

Daß die passive Bewegung durch Rheotaxis unterschieden wird, ist nach Versuchen, die ich mit *Aeschna* gemacht habe, kaum möglich. Dreht man ihren Behälter gegen den nur mit einem weißen Papier ausgelegten Zylinder, so schwimmt das Tier trotz schneller Drehung wahllos im Wasser hin und her. Ersetzt man das weiße Papier durch das gewöhnliche Streifenmuster, so bewegt sich das Tier in entgegengesetzter Drehrichtung gegen die Strömung. Genau dasselbe Ergebnis erhält Schulz mit *Notonecta* und auch bei Stichlingen konnte ich im Gegensatz zu Schiemenz auf diesem Wege keinen Strömungssinn feststellen.

6. Verhalten von Aeschna kurz vor dem Schlüpfen.

Einige Zeit vor dem Schlüpfen werden die *Aeschna*-Larven unbeweglich, schnappen nicht mehr nach dem lebhaftest bewegten Futter und zeigen auch keine Schreckreaktion auf größere Bewegungen.

Trotzdem reagieren diese Tiere prompt wenn man sie in den Drehzylinder setzt. Dann drehen sie sich ohne heftige Bewegung gleichmäßig um sich selber. Eine bestimmte Balkenkontur wird jetzt nicht mehr verfolgt. Das beweist, daß die eigentliche Drehreaktion nicht an das Vorhandensein der Fixierreaktion geknüpft ist. Das Verhalten solcher Tiere im Drehzylinder entspricht dem im folgenden beschriebenen Reaktionstyp der Fliegen, mit dem Unterschied, daß die Bewegungsempfindlichkeit bei *Aeschna* sehr viel geringer ist und nur die beiden erwähnten stärksten Streifenmuster noch wirken. Anscheinend ist das normalerweise abweichende Verhalten von *Aeschna*-Larven gegenüber den Fliegen auf das Hinzukommen der Fixierreaktion zurückzuführen.

D. Versuche mit Stubenfliegen.

1. Allgemeines Verhalten im Drehzylinder.

Bewegt man einen optisch ausgezeichneten Gegenstand an einem Glasbehälter mit Fliegen vorbei, so löst das nicht die geringste Reaktion aus. Auch auf eine rasche Handbewegung, als ob man sie an der Glaswand fangen wollte, zeigen sie keine Fluchtreaktion. Auf eine nur optisch wahrnehmbare, lokal beschränkte Bewegung wird also nicht reagiert. (Da das übliche Fliegenfangen sehr vorsichtige Bewegungen verlangt,

liegt der Verdacht nahe, daß die Tiere wesentlich auf die beim Fang entstehenden Luftbewegungen reagieren.)

Im Drehzylinder ist bei ruhendem Muster eine Einstellung auf eine Kontur der Streifenanordnung nie zu beobachten, die Fliegen fixieren also auch nicht. Bei Beginn der Drehung fangen die *auf dem Boden* herumlaufenden Tiere an, im Kreise zu laufen. Stillsitzende Tiere drehen sich langsam um sich selber; aber keines läuft an den Rand und verfolgt die Bewegung eines Streifens, wie es die *Aeschna*-Larven tun. Ein genaues Mitdrehen mit der Musterbewegung, so daß die Stellung relativ zum Muster immer erhalten bleibt, kommt kaum vor; nur gilt allgemein, daß mit Zunahme der Drehgeschwindigkeit die Kreise immer enger werden, bis im Extrem das Tier sich auf den Hinterbeinen aufrichtet und mit den Vorderbeinen kurze Schläge ausführt. Die Reaktion nimmt mit noch steigender Geschwindigkeit wieder ab und verschwindet bei etwa derselben Geschwindigkeit, bei der auch für den Menschen das bewegte Muster zu einem homogenen Grund verschmilzt.

Eine *anders gerichtete Betätigung:* Fressen, Putzen oder Herauskommenwollen an einer bestimmten Stelle schwächt die Drehung oder verhindert sie überhaupt. Ein oft beobachtetes Beispiel ist ein Tier, das sitzt und die Vorderbeine putzt. Jetzt setzt die Drehung des Außenzylinders ein, Kopf und Körper werden so weit als möglich gedreht, die Vorderbeine aber, die mit Putzen beschäftigt sind, bleiben an derselben Stelle, so daß sie jetzt seitlich geputzt werden. Wird die Bewegung verstärkt durch etwas schnelleres Drehen, so hört das Tier ganz auf sich zu putzen und dreht sich um seine eigene Achse. Sind die Tiere beim Geradeauslaufen, während die Drehung des Zylinders einsetzt, so tritt in der Laufgeschwindigkeit keine Verminderung ein; je nach der Schnelligkeit des Laufes und der Geschwindigkeit der Umfelddrehung wird aber der gerade Lauf zum weiteren oder engeren Kreis abgebogen. Die Schnelligkeit des geraden Laufes vermindert die Abbiegung. Laufen die Tiere bei ruhendem Streifenmuster wahllos hin und her und stoßen dabei auf die Gefäßwand, so kriechen sie meist senkrecht an ihr in die Höhe; während der Drehung aber lassen sie sich von der Wand ab und zurück weiter im Kreise lenken.

Um zu zeigen, daß es nur auf die *relative Bewegung* ankommt, kann man statt des äußeren Drehzylinders auch die innere Scheibe mit dem Fliegenbehälter gegen das Muster drehen. Die Tiere laufen dann im Kreis, als ob die innere Scheibe ruhte und das Muster gegensinnig um sie herum bewegt würde.

Sitzen die Tiere mit dem Kopf nach oben *an der Seitenwand des Gefäßes*, die Körperlängsachse genau senkrecht parallel den Streifen, so daß das Muster unter ihnen z. B. von *links* nach rechts fortgedreht wird, so nehmen sie folgende Stellung ein: Sie drehen erst den Kopf nach der *linken* Seite, d. h. heben ihn rechts, senken ihn links, knicken dann allmählich auf der linken Seite völlig ein, bis der ganze Körper sich in der schiefen Stellung befindet, die in Abb. 1 gezeigt ist. Wird die Drehrichtung umgekehrt, dann richtet sich das Tier allmählich wieder auf, senkt den Kopf auf der rechten Seite und knickt rechts ein.

Sitzen die Tiere mit der Körperlängsachse horizontal an der Seitenwand, also senkrecht zu den Streifen des Musters, so nehmen sie bei der Drehung die beiden Stellungen ein, die in Abb. 2 und Abb. 3 gezeigt sind. D. h., wenn die Streifen unter ihnen von vorn nach hinten laufen, senken sie den Kopf und stellen sich hoch auf die Hinterbeine. Wird die Drehrichtung gewechselt, d. h. wandern die Streifen unter ihnen von hinten nach vorn, so heben sie Kopf und Thorax so hoch wie nur möglich. Befinden sich die Tiere in irgendwelchen Stellungen dazwischen, etwa 45^0 zur Vertikalen, so haben sie je nach der Drehrichtung einen rechts oder links gedrehten, erhobenen oder gesenkten Kopf und Körper, eine Haltung, welche aus den beiden für die horizontale und vertikale Stellung beschriebenen zusammengesetzt ist. Tiere, die in irgendeiner Richtung an der Wand herumlaufen, lassen sich durch die einsetzende Drehung darin nicht stören, nur laufen sie, wenn sie z. B. senkrecht an der Wand hochlaufen, jetzt in völlig schiefer Haltung hinauf, oder wenn sie horizontal laufen, mit erhobenem oder gesenktem Kopf.

Abb. 1. Haltung bei Zylinderdrehung im Uhrzeigersinn (von links nach rechts vom Tiere aus) oder bei Blendung des rechten Auges.

Um zu sehen, ob diese eigentümlichen Körperhaltungen an der Wand Reaktionen auf die *Bewegung der Fläche, auf der das Tier sitzt oder läuft,* sind, wurde der folgende Versuch gemacht: Die innere Drehscheibe wird mit einem Musterpapier belegt, ein Streifenmuster oder ein Sternmuster. Darauf kommt eine Glasplatte, die auf kleinen Tonfüßchen ruht, welche auf dem äußeren Ring stehen. Stellt man nun den Behälter mit den Tieren auf diese Glasplatte, so kann das Muster direkt unter ihnen gedreht werden. Um den ruhenden Zylinder wird ein weißes Papierband gelegt, um das Umfeld homogen zu halten. Das Ergebnis ist, daß die Fliegen weder in ihrer Bewegungsrichtung noch in ihrer Haltung durch die Drehung des Grundes unter ihnen beeinflußbar sind [1]. In einer entsprechenden Anordnung wird auch ein unter ihnen fortgezogenes Streifenmuster nicht beachtet. *Es ist also die allseitig auftretende Bewegung*

Abb. 2. Haltung bei Zylinderdrehung im Uhrzeigersinn (von vorn nach hinten) oder bei Blendung der oberen Augenhälften.

[1] Das abweichende Verhalten der über eine gestreifte Fläche laufenden Bienen in den Versuchen von Hecht und Wolf wird man vielleicht so zu verstehen haben, daß die Bienen im Gegensatz zu den Fliegen einzelne Konturen fixieren (Hecht und Wolf, 13).

entscheidend nicht nur für die Kreisbewegung, sondern auch für die schiefe Haltung der Fliegen.

Man kann alle Reaktionen zusammenfassend beschreiben, indem man sagt: *Die Tiere drehen sich, soweit es ihnen möglich ist, um die Achse der Umfeldbewegung in der Bewegungsrichtung.* Die Achse der Umfeldbewegung ist hier stets die Vertikale. Laufen oder sitzen die Tiere auf dem Boden des Gefäßes, so sieht man (Abb. 4), wie zuerst der Kopf um die Vertikalachse gedreht wird. Dies ist nur in geringem Grade möglich, weil er gleich durch den Thorax behindert wird. Dann kommen die Beine nach und drehen den Körper wieder gerade, und dies wird so lange fortgesetzt, wie die Umfeldbewegung wirkt, da kein äußerlicher Widerstand das Drehen der Tiere verhindert. Bei vertikal an der Wand sitzenden Tieren geht die Vertikale, die die Achse der Umfeldbewegungen ist, längs durch den Körper, und die Tiere drehen sich um ihre Längsachse. Sie drehen sich so weit als möglich aus ihrer natürlichen Stellung heraus, bis sie in der Drehrichtung mit dem Körper fast an die Glaswand stoßen.

Abb. 3. Haltung bei Zylinderdrehung entgegengesetzt dem Uhrzeigersinn (von hinten nach vorn) oder bei Blendung der unteren Augenhälften.

Das gleiche gilt für horizontal an der Seitenwand sitzende Fliegen. In dieser Lage müßten sie, um der Drehrichtung um die Vertikalachse zu folgen, die in diesem Falle die Querachse des Körpers ist, Purzelbäume nach vorn oder hinten machen. Also gehen sie so weit, bis der Kopf beinahe das Glas berührt oder bis umgekehrt die Vorderbeine gänzlich gestreckt sind. In diesen Haltungen laufen die Fliegen wahllos mit oder gegen die Drehung des Musters, aufwärts oder abwärts an der Wand.

Abb. 4. Haltung bei Beginn der Zylinderdrehung im Sinne des Uhrzeigers.

Die Abbildungen zeigen noch keine besonders guten Stellungen. Die Tiere waren während des Photographierens besonders lebhaft, da die Jupiterlampen eine große Wärme ausstrahlten, und so war es oft mühsam, einen Augenblick zu erwischen, in dem die Tiere gerade lange genug in ihrer charakteristischen Haltung stillhielten.

2. Drehreaktion bei variiertem Muster.

Die Fliegen zeigen eine viel größere Empfindlichkeit für die Bewegung des gemusterten Umfeldes als die *Aeschna*-Larven. Sie gehen im Gegensatz

zu diesen noch bei ganz geringer Gliederung des Musters mit und reagieren z. B. ausgezeichnet bei einem Muster von nur 8 oder 4 Schwarzstreifen. Mit Verminderung der Streifenzahl wächst der Radius der Kreise, die die Tiere beschreiben. Die Laufspur gleicht schließlich nur noch im groben einem Kreis, am Ende einer kleinen geradlinig durchlaufenen Strecke wird jedesmal in Drehrichtung abgebogen. Die Drehung wirkt auf die einzelnen Tiere zwar verschieden stark, aber irgendeine Unsicherheit der Reaktionsrichtung tritt nie ein, nur ein Überwiegen anderer Faktoren. Herauskommenwollen am Deckelspalt, hastiges Hin- und Herlaufen an der Wand kann zu geringfügigen Abweichungen im Gegensinne führen. Deshalb führten auch die Versuche mit sehr trägen Fliegen zu den klarsten Ergebnissen. Die Musterung des Umfelds war reduzierbar bis auf einen einzigen 2,5 cm breiten schwarzen Balken bei 80,5 cm Zylinderumfang.

Um zu prüfen, inwiefern der Konturenreichtum und die Verteilung auf das Gesichtsfeld maßgebend für die Stärke der Reaktionen sind, wurden die Muster weiter variiert. Der 2,5 cm breite Balken wurde in zwei halb so breite Balken geteilt, die in 1 cm Abstand nebeneinander standen. Die Reaktion ist dann kaum besser. Aber sehr viel besser wird sie — d. h. die Kreise, die die Tiere beschreiben, werden enger —, wenn man die beiden 1,25 cm breiten Balken einander *gegenüberstellt*, wenn also außer der Zunahme der Konturen eine bessere Verteilung auf dem Gesichtsfeld bei gleichem Schwarz-weiß-Verhältnis hergestellt wird. Zwei 1 cm breite Balken einander gegenüber wirken noch in allen Fällen; bei weiterer Verschmälerung werden die Reaktionen schwächer. (Vergl. hierzu die Sehschärfebestimmungen S. 321.) Nehmen wir einen Zylinder, der zur Hälfte mit schwarzem Papier ausgekleidet ist, so wirkt er schlechter als der Zylinder mit den beiden dünnen gegenüberstehenden Balken. Teilt man dagegen die schwarze Fläche in 2 Sektoren von 90°, die einander gegenüberstehen, auf, so wirkt dieser geviertelte Schwarz-weiß-Zylinder wieder sehr viel besser als der halbierte. *Die allseitig angreifende einheitliche Bewegungsrichtung der vielen parallelen Konturen senkrecht zu ihrem Verlauf ist für die Drehwirkung entscheidend.* Viele kleine zerstreut aufgeklebte Quadrate wirken trotz der starken Gliederung erstaunlich schlecht und auch jede andere Anordnung, wie schräge Streifen usw., schlechter als die vertikalen Streifenmuster.

Die Umdrehungszeiten des Musterzylinders, bei denen die Tiere am besten reagierten, wurden für die Streifenmuster von 2,5 cm und 1,25 cm bestimmt und miteinander verglichen. Die optimale Reaktion trat bei den breiteren Streifen erst bei 10 Umdrehungen in 3,4 Sek. auf, bei den schmäleren bereits bei 10 Umdrehungen in 6 Sek. Das Verhältnis der Geschwindigkeiten stimmt ziemlich überein mit dem Verhältnis der Streifenzahlen der beiden Muster. Verhältnis der Streifenzahlen: $\frac{32}{17} = 1{,}88$. Verhältnis der Geschwindigkeiten: $\frac{6}{3{,}4} = 1{,}76$.

Die optimale Drehgeschwindigkeit steht in reziprokem Verhältnis zur Konturenzahl des Musters; d. h. sie ist bei vielen Vertikalstreifen früher erreicht als bei relativ wenigen.

3. Gesehene Umfeldbewegung oder Menotaxis?

Schlieper erklärt die Reaktionen, die er in der Drehtischanordnung erhielt, nach den Vorstellungen der Photomenotaxis. Die Bewegungen der Tiere dienen dazu, bei einer Verrückung des Körpers gegen das Muster die Bildpunkte der Objekte wieder auf dieselben Retinastellen zu bringen. Das im Kreis Laufen der Tiere auf dem Gefäßboden wäre dann als Summierung unzähliger kleiner Korrekturbewegungen zu verstehen.

Demgegenüber behaupten wir, daß die Haltung unserer Versuchstiere durch eine Gesamteinstellung auf Drehung im Sinne der wahrgenommenen Bewegungsrichtung des Umfelds, also durch echtes Bewegungssehen bestimmt wird. Um diese Ansicht weiter zu begründen, wird folgender Versuch gemacht: Ein dünnwandiger, hoher, enger Glaszylinder von 3,4 cm Durchmesser wird auf die innere Drehtischscheibe gestellt und eine Fliege hineingesetzt. Sie läuft an der Innenwand senkrecht hoch zum oberen Rand. Wird jetzt mit der Drehung des wirksamsten Streifenmusters eingesetzt, so kann, wie ich schon betonte, wohl die charakteristische schiefe Körperhaltung, aber nicht die geringste Abweichung vom geraden Lauf nach rechts oder links, je nach der Drehrichtung festgestellt werden.

Nun wird in denselben Glaszylinder durch ein Loch in der Deckelmitte ein Glasstab senkrecht hineingestellt und ein Augenblick abgewartet, in dem die Fliege an dem Glasstab senkrecht in die Höhe kriecht. Wird jetzt der Streifenzylinder in Drehung versetzt, so kriecht die Fliege am Glasstab nicht mehr senkrecht, sondern *in Spiralen* hinauf. Ob rechts, ob links herum hängt von der Drehrichtung des Musters ab. Bei größerer Geschwindigkeit beschreibt sie enge und viele Spiralen bei kleinerer wenige und weitere, entsprechend den großen und kleinen Kreisen auf dem Boden.

Würde es sich bei den Reaktionen der Fliege darum handeln, eine bestimmte Konturenverteilung auf der Retina beizubehalten, bzw. diese mit Korrekturbewegungen wieder herzustellen, so wäre gar nicht einzusehen, warum sie nicht auch beim Hochkriechen an der Zylinderwand seitlich abweichen sollte, allerdings würde das eine ganz andere Haltung als beim Aufsteigen am Glasstab erfordern. Ihre Haltung ist aber bezeichnenderweise beide Male völlig die gleiche, weil sie beide Male ihren Körper *um die Achse der Umfeldbewegung dreht*, die ja ihrerseits in beiden Versuchen die gleiche bleibt. Nur das Ergebnis ist verschieden: Beim Hochsteigen an der konkaven Wand kann der Körper nicht über ein gewisses Maß gedreht werden, ohne auf den Widerstand der Glaswand zu stoßen; beim Hochsteigen am Stab wird das Tier durch seine mehr

oder weniger stark gedrehte Haltung von selbst schneller oder langsamer um den Stab herumgeführt.

Der Versuch zeigt wohl eindeutig, daß die Annahme einer echten Bewegungswahrnehmung und einer unmittelbaren Unterscheidung der Bewegungsrichtung den beobachteten Tatsachen am besten gerecht wird.

Eine weitere Überlegung aber macht es von vornherein unwahrscheinlich, daß die optomotorischen Reaktionen unserer Versuchstiere auf Menotaxis im engeren Sinn, d. h. auf Festhalten der Reizverteilung durch eine Summierung vieler kleiner Kompaßreaktionen zurückzuführen seien. Es scheint bisher nicht bemerkt worden zu sein, daß bei der allseitigen Darbietung vieler paralleler Streifen im Drehzylinder die Wiederherstellung derselben Konturenverteilung auf der Retina nach oder während einer Drehung nicht notwendig durch ein Mitgehen mit der Drehung zu erfolgen braucht, sondern sich ebenso gut durch eine Drehung in entgegengesetzter Richtung erreichen ließe, ohne daß deshalb der Drehungswinkel sich zu vergrößern brauchte. Da es bei hohen Umdrehungsgeschwindigkeiten des Zylinders nicht in Frage kommt, daß die träge reagierende Fliege jede einzelne Konturenverschiebung von einem Omma zum anderen mit einer einzelnen Kompaßreaktion beantwortete, müßte der Zufall darüber entscheiden, in welcher Richtung jeweils die Lagekorrektur auf dem kürzesten Wege zu erfolgen hatte. Die Fliegen reagieren aber mit unbedingter Zuverlässigkeit im Richtungssinne der Umfelddrehung, wir sind also gezwungen, anzunehmen, daß sie die Bewegung, wie wir, als solche sehen, und die Bewegungsrichtung unmittelbar unterscheiden. *Die Reaktion ist an einen „Bewegungsprozeß" gebunden, nicht an die Summe einzeln unterschiedener Lageveränderungen* (vgl. auch hierzu Abschnitt. 7).

4. Die Zwangshaltungen der Insekten.

Die bei Verstümmelungen aller Art auftretenden Zwangsbewegungen der Insekten sind oft beschrieben worden und die verschiedensten Hypothesen wurden aufgestellt um ihren Mechanismus zu ergründen. Baldus ist der Meinung, daß die Manegebewegungen *einseitig enthirnter* Tiere sich so wenig wie die normalen Orientierungsbewegungen auf bilaterale Tonusdifferenzen zurückführen lassen, da die Abweichung zur intakten Seite sich durch Verstümmelung der Extremitäten der operierten oder der nichtoperierten Seite nicht aufheben läßt. Er nimmt daher ein allgemeines „Gerichtetsein" auf Kreisbewegung an.

Mast (19) hat gezeigt, daß auch die Fliege *Eristalis* bei ihrer *Einstellung zur Lichtquelle* durchaus nicht den Annahmen der Tonushypothese von Loeb entspricht. Je nachdem, welche Beine einer Seite man entfernt hat, führt sie völlig verschiedene Bewegungen aus, um sich zum Licht hinzudrehen. Auch in unserer Drehzylinder-Anordnung versuchen Fliegen,

denen 2 Beine der einen Seite entfernt sind, die Bewegung nach beiden Richtungen mitzumachen und nehmen auch an der Wand, soweit es unter diesen Umständen möglich ist, die zu erwartende schiefe Körperhaltung ein.

Ähnlich umstritten sind die Manegebewegungen und Zwangsstellungen, die als Folge *einseitiger Blendung* auftreten. Ich versuchte diese Form der Zwangsbewegung mit den in meiner Drehtischanordnung erzeugten Haltungen experimentell zu kombinieren.

Zur Blendung wurden die Fliegen ätherisiert und dann das Auge unter dem Binokular mit schnell trocknendem Eisenlack überstrichen. Unter dem Binokular konnte man auch die Intaktheit der Lackkappe prüfen oder für andere Versuche nur Teile des Auges abdecken. Die Tiere erholen sich rasch und laufen dann, wenn sie sich bewegen, in Kreisen nach der sehenden Seite. Die Haltung des Körpers ist schief, das geblendete Auge wird hoch getragen.

Diese einseitig geblendeten Fliegen behalten, im Drehzylinder auf dem Boden laufend, *ihre schiefe Haltung bei, machen aber die Musterdrehung nach beiden Richtungen* mit, nur sind die Kreise nach der sehenden Seite sehr viel enger — also durch die Folgen der Blendung begünstigt — als die Kreise nach der geblendeten Seite. Soweit die Manegebewegung betroffen ist, erweist sich also die Wirkung der Umfelddrehung stärker als die Wirkung der einseitigen Blendung, denn die Richtung der Kreisbewegung kann nicht nur aufgehoben, sondern sogar umgekehrt werden. Auf die Zwangshaltung dagegen hat die Umfelddrehung keinerlei Einfluß.

Sitzt die rechts geblendete Fliege in ihrer typischen schiefen Haltung Kopf oben senkrecht an der Wand, das geblendete Auge hoch, dann kann diese Stellung durch eine Musterdrehung von links nach rechts noch verstärkt werden. Eine Aufhebung der schiefen Haltung durch Drehung im entgegengesetzten Sinn konnte ich nicht erreichen. Die Wirkung der einseitigen Blendung auf die Zwangsstellung übertrifft also in diesem Fall die der Umfeldbewegung. Statt dessen ließ sich wiederholt beobachten, daß eine Fliege, die z. B. links eingeknickt Kopf oben senkrecht an der Wand saß, bei Einsetzen der ihrer Haltung widersprechenden Rechts-Links-Drehung sich so umwendete, daß sie nun Kopf abwärts an der Wand saß. Damit hatte für die Fliege die Umfelddrehung ihre Richtung gewechselt; sie wirkte jetzt im gleichen Sinne wie die Blendung und damit auf die ursprüngliche Zwangshaltung verstärkend ein. Bei diesen Versuchen wurde mir die merkwürdige Übereinstimmung deutlich, die in der Haltung von einseitig belichteten, einseitig oder partiell geblendeten, einseitig enthirnten Insekten und den Haltungen meiner Fliegen im Drehzylinder zu beobachten ist. Man vergleiche die Abbildungen von Garrey (9) (Abb. 5), die die Zwangsstellungen der Raubfliege *Proctacanthus* bei einseitiger Blendung und Blendung der unteren bzw. oberen Augenhälften zeigt, mit meinen Abb. 1—3.

Die Haltung bei einseitiger Blendung entspricht der Haltung der Kopf oben senkrecht an der Wand sitzenden Fliege, und zwar verhält sie sich bei Drehrichtung von *links nach rechts*, als ob das *rechte Auge geblendet* (rechts hoch), von *rechts nach links*, als ob das *linke Auge geblendet* sei (links hoch). Die Blendung der *unteren* Augenhälften hat dieselbe Wirkung wie die Drehung des Umfeldes, wenn das Tier horizontal an der Wand sitzt und die Streifen unter ihm von *hinten nach vorn* sich verschieben (vorn hoch). Blendung der *oberen* Augenhälften entspricht der entgegengesetzten Drehung, bei der die Streifen unter dem Tier von *vorn nach hinten* (hinten hoch) wandern.

Es entsteht nun die Frage, ob sich für die gleichen Reaktionen nicht auch gleiche Ursachen finden lassen, bzw. ob es möglich ist, das Verhalten im einen Falle auf das Verhalten im anderen zurückzuführen. Da bei der Drehtischanordnung von einer Verschiedenheit in den Lichtmengen, die den beiden Augen zugeführt werden, und von einem Wechsel der Lichtverhältnisse von Rechts und Links bei einem Wechsel in der Drehrichtung nicht die Rede sein kann, bleibt nur die Annahme übrig, *daß die teilweise geblendeten Tiere einer scheinbaren Drehung folgen.*

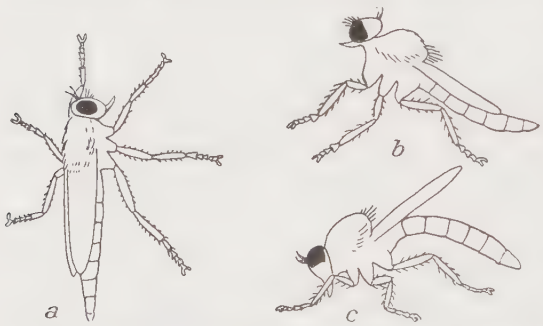

Abb. 5. Zwangshaltungen von *Proctacanthus* bei teilweiser Blendung nach GARREY.

Die in beiden unteren Augenhälften geblendeten Fliegen heben Kopf und Vorderteil hoch und senken sich hinten, die in den oberen Augenhälften geblendeten machen es umgekehrt, sie drehen sich also beide Male um ihre *Körperquerachse*: das entspricht der Tatsache, daß durch die partielle Augenlackierung etwas (das Dunkle) im einen Fall von *unten* her, im anderen Fall von *oben* her in ihr Gesichtsfeld getreten ist. Das linksseitig geblendete Tier hebt seine linke Seite, dreht sich also um seine *Körperlängsachse*, das sagt uns, daß sich jetzt über dem Rücken des Tieres etwas (wieder das Dunkle) von *links nach rechts in sein dorsales Gesichtsfeld* geschoben hat, das entspricht der Lackierung der oberen Teile des linken Auges. Erst wenn das Tier läuft, wird deutlich, daß es sich auch um seine *Vertikalachse* dreht, das stimmt damit überein, daß sich das Dunkel zugleich wieder von *links* kommend *in sein vorderes Gesichtsfeld* geschoben hat. Es ist nun ohne weiteres einleuchtend, daß die am Boden des Drehzylinders laufende Fliege durch die Umfelddrehung, deren Achse stets die Vertikale ist, wohl aus der Manegebewegung

abzulenken ist, aber in ihrer Schieflage unbeeinflußt bleibt, denn die Achse dieser Drehbewegung ist die Körperlängsachse, also eine Horizontale.

Statt einseitig geblendeter Tiere kann man in das Vergleichsschema auch setzen: „einseitig beleuchtete" oder einseitig „enthirnte", wobei dem geblendeten Auge das unbeleuchtete oder der Hirndefekt entspricht.

Ich möchte nicht, wie Baldus das tut, das Fehlen der Gehirnhälfte als den „Reiz" ansehen im Gegensatz zu den rein optischen Reizen wie einseitige starke Belichtung oder einseitige Blendung (Mast). Vielmehr scheint mir aus den Angaben von Alverdes (2), der bestimmt lokalisierte Eingriffe am Gehirn der Cloeonlarven vorgenommen hat, hervorzugehen, daß die Manegebewegung zur normalen Seite nur erfolgt, wenn bei diesen Eingriffen die optischen Medullen mit zerstört werden. Alle Eingriffe ohne Schädigung der optischen Zentren haben gerade die entgegengesetzte Haltung zur Folge; wenn er z. B. nur die Fühlerbasis oder das Nebenauge zerstörte, hielt das Tier in der Ruhelage die operierte Seite gesenkt und schwamm in der Bewegung in Spiralen über die operierte Seite. Da Baldus von halbseitiger Enthirnung spricht, ist anzunehmen, daß er die Medullen zerstört hat. Es lassen sich auf diese Weise einheitlich alle Fälle zusammenfassen, bei denen ein Auge in der Funktion herabgesetzt oder ausgeschaltet ist und die eine Manegebewegung nach der intakten Seite hin zur Folge haben, gegenüber den Fällen, in denen durch völlig andere Störungen, Fehlen von Beinen, Verletzung des Fühlers (die Eingriffe von Alverdes), eine Manegebewegung nach der operierten Seite hin erzielt wird.

Alle Aussagen dieses Abschnittes gelten selbstverständlich nur für photopositive Tiere, bei photonegativen müssen sich die Verhältnisse entsprechend umkehren.

Damit haben wir alle optisch bestimmten Zwangshaltungen der Insekten aus einem einzigen Prinzip verständlich gemacht.

5. Parallelversuche am Menschen.

Zum besseren Verständnis der subjektiven Bewegungssituation, in der sich die Tiere befinden, habe ich im Psychologischen Institut der Universität Parallelversuche mit mir selbst und anderen Versuchspersonen gemacht. Dort war ein 1,50 m hoher 120 cm im Durchmesser messender, schwarz-weiß gestreifter Stoffzylinder vorhanden, an einer Scheibe aufgehängt, die mit einer Handkurbel in verschiedenen Geschwindigkeiten schnell zu drehen ist. Setzen oder stellen wir eine Versuchsperson in die Mitte des Zylinders, so haben wir für den Menschen dieselbe Anordnung, wie sie den Tieren in der Drehtischanordnung gegeben ist. Es ist eine bekannte Beobachtung, daß eine Versuchsperson, die in der Mitte auf einem Stuhle sitzt, bald nach Beginn der Zylinderdrehung eine entgegengesetzte Drehung zu erfahren scheint, d. h. nach kurzer Zeit ruht für die Versuchsperson das Außenmuster, und sie selbst befindet sich in entsprechend schneller, *entgegengesetzter Scheindrehung.* Etwaige sichtbare Teile des Stuhls und des Fußbodens scheinen sich mit zu drehen. Diese Bewegung, die hier vom größeren Objekt, dem gestreiften Umfeld, auf das eingeschlossene Subjekt übertragen wird, nennen wir Selbstinduktion. Für meine Versuche wichtig sind aber die Fälle, in denen man der Umfeld-

bewegung ganz oder unvollkommen folgt, wie es die Tiere in den eben beschriebenen Versuchen tun. Fixiert man einen der schwarzen Streifen, indem man der Drehung des Zylinders durch (aktive) Drehung um die eigene Achse folgt, so tritt folgendes merkwürdige Phänomen ein: Die Versuchsperson verliert allmählich das Bewußtsein ihrer eigenen Bewegung. Sie scheint zu ruhen, ebenso wie der Streifenzylinder. (In Wirklichkeit drehen sich beide mit derselben Geschwindigkeit.) Nur die Füße scheinen auf einem sich unter ihnen fortdrehenden Fußboden Drehschritte zu machen, um den Körper ungedreht zu erhalten. Es treten keine Schwindelgefühle ein wie bei der Selbstinduktion, da der optische Eindruck überwiegt, der uns in der Bewegung Ruhe vortäuscht, wenn wir dem bestimmt gemusterten Umfeld immer in derselben Stellung gegenüberstehen. Merkwürdig ist, daß dies selbe Phänomen auch eintritt, wenn man der Umfeldbewegung nur unvollkommen folgt. Bedingung ist hierfür allerdings, daß die gleichmäßige Schwarz-weiß-Streifung des Zylinders nicht unterbrochen wird. *Trotzdem also hier die Konturen des Musters über die Retina wandern, genügt dies unvollkommene Mitgehen, das Muster in Ruhe zu sehen.* Der einzige Unterschied zum genauen Mitdrehen ist, daß die Situation beunruhigend ist und Schwindelgefühle erzeugt, obwohl, wie gesagt, sich weder Umfeld noch Versuchsperson zu drehen scheinen.

Auf die Fliegen angewendet, wurde das bedeuten, daß das Tier, solange es selber ruht, also nicht mit der Bewegung mitgeht, die Bewegung als passive Eigenbewegung wahrnimmt, daß dagegen die Passivbewegung (oder Bewegung des Gesichtsfeldes) aufhört, wenn es die Drehung unvollkommen mitmacht. Daß die Konturen bei dem schnell mitdrehenden Tier auf der Retina wirklich „ruhten", kann natürlich für keinen Augenblick gelten.

Der für *Aeschna* gelieferte Nachweis einer typischen Scheinbewegung — induzierte Objektbewegung — erleichtert es uns, für die Fliegen *induzierte Selbstbewegung* als Ursache der Reaktionen anzunehmen. *Eine Drehung im Sinne der Umfelddrehung* (d. h. *Kreisbewegung und Zwangshaltung*) *ist dann als Kompensationsbewegung anzusehen, durch die das Tier eine scheinbare Eigenbewegung gegen das Umfeld aufhebt.*

Entsprechend der im vorigen Abschnitt durchgeführten Analogie verstehen wir jetzt auch die Zwangshaltungen der einseitig oder teilweise geblendeten, enthirnten usw. Insekten als *Kompensationsbewegungen, mit denen sie eine scheinbare Passivdrehung um ihre Längs-, Vertikal- oder Querachse aufheben.* Indem die Tiere seitlich, vorne, usw. einknicken, „richten sie sich auf" aus einer vermeintlichen Schieflage.

6. Versuche mit partieller Bewegung und partieller Blendung.

Da die Fliegen auf lokal beschränkte Objektbewegungen nicht reagieren (vgl. S. 310), lag die Frage nahe, zu untersuchen, wieweit die

Umfeldbewegung, die die Tiere mitgehen läßt, abgeblendet werden kann, ohne daß die Reaktionen aufhören.

Eine Fliege, der man in der Drehtischanordnung die sichtbare Musterbewegung durch ein um ihren Glasbehälter gelegtes Papierband bis auf einen kleinen Ausschnitt abgeblendet hat, geht nicht mit der Bewegung in diesem kleinen Ausschnitt mit. Der Ausschnitt muß fast einen halben Zylinderumfang betragen, und die Fliege muß sich zentral davor befinden, damit sie eine Wendereaktion ausführt, die aber nie zu einer ganzen Drehung wird. Eine Bewegung innerhalb eines begrenzten Gebietes im sonst bewegungslosen Umfeld genügt also nicht, um die Fliege mitgehen zu lassen, auch wenn, wie hier, das Umfeld völlig homogen gehalten ist, also keine weiteren Fixpunkte bietet.

Wird dagegen eine Fliege so geblendet, daß nur eine kleine Stelle der Vorderpartie des einen Auges frei bleibt, dann reagiert sie nach wenigen Tagen im Drehzylinder vollkommen normal, auch wenn die Lackkappe unbeschädigt ist. Das läßt sich folgendermaßen erklären: Ehe sie beginnt sich zu bewegen, ist dieser Fliege zwar dieselbe Reizlage geboten wie der ungeblendeten Fliege, bei der die sichtbare Bewegung auf einen Zylinderausschnitt beschränkt war: Im einen Fall tritt begrenzte Bewegung neben homogenem Dunkel, im anderen neben homogenem Weiß auf. Der Unterschied ist aber der, daß auch bei zufälligen Bewegungen der fast vollständig geblendeten Fliege die Musterbewegung immer weiter innerhalb desselben Ommenbezirks vor sich geht; bei der ungeblendeten Fliege dagegen verschiebt sich die Musterbewegung bei jeder Eigenbewegung des Tieres auf andere Ommenbezirke. Die nicht reagierende Fliege hat also ein großes Gesichtsfeld mit einer örtlich beschränkten Bewegung, die ihre Lage ständig wechselt, die reagierende hat ein kleines Gesichtsfeld, das ständig ganz von Bewegung erfüllt ist. Man muß also sagen: Die Fliege reagiert auf Bewegung des Gesichtsfeldes, aber nicht auf Bewegung im Gesichtsfeld. Auch dies ist ein Argument dafür, die Drehung der Tiere auf Kompensation einer induzierten Selbstbewegung zurückzuführen, da diese ebenfalls gleichmäßige Umfeldbewegung voraussetzt.

7. Versuche über Bewegungssehschärfe.

Die oben beschriebene hohe Empfindlichkeit der Fliegen für Bewegung des Umfeldes gab Anlaß, die Grenzen der Bewegungssehschärfe zu untersuchen, d. h. die Mindestexkursion der retinalen Verschiebungen zu bestimmen, die nötig ist, damit Bewegung gesehen wird. Zunächst wurde die morphologische Sehschärfe der Versuchstiere bestimmt, also der mittlere Öffnungswinkel der Ommen des Fliegenauges. Von Wichtigkeit ist für uns das Auflösungsvermögen des Auges in seiner horizontalen Querachse, da es sich bei Versuchen mit Fliegen, die auf dem Boden des Drehzylinders laufen, um Verschiebung der senkrechten Streifen in dieser Richtung handelt.

Nach der Methode, die Baumgärtner (5) in seiner Arbeit angibt, wurden Schnitte durch Fliegenaugen (*Pollenia atramentaria* und *Musca domestica*) gemacht, und zwar hauptsächlich Querschnitte. Aus mehreren Serien wurden die guten Schnitte mit Hilfe des Zeichenapparates gezeichnet und der Winkel zwischen den Ommenachsen gemessen. Hieraus ergab sich ein mittlerer Ommenachsenwinkel von 3°. 2° betragen die kleinsten Winkel in der Mittelpartie des Auges, größer sind die Winkel vorn und hinten. Das bedeutet ungefähr dieselbe Sehschärfe, die Baumgärtner in der Querachse des Bienenauges gemessen hat. Das Auflösungsvermögen in der Senkrechten ist auch bei der Fliege sehr viel größer, kommt aber für unsere Versuche nicht in Betracht.

Um eine bestimmte Begrenzung der Bewegungsexkursionen zu erhalten, wurde ein „Gitter" von derselben Höhe wie das bewegte Muster aus einem weißen Papierband geschnitten mit den Maßen 2 : 2, d. h. senkrechte Spalten von 2 cm Breite folgten einander in 2 cm Abstand. Dieses Gitter wurde von innen direkt vor das bewegte Muster gesetzt, so daß die Bewegung jetzt nur in den Spalten sichtbar war. Gedreht wurden das schmale (1.25 cm) und das breite (2,5 cm) Streifenmuster, da bei diesen Mustern in jeder Spalte gleichzeitig Bewegung zu sehen war. Die Fliegen befanden sich in einem kleinen Glasgefäß von 6 cm Durchmesser im Zentrum (Abb. 6).

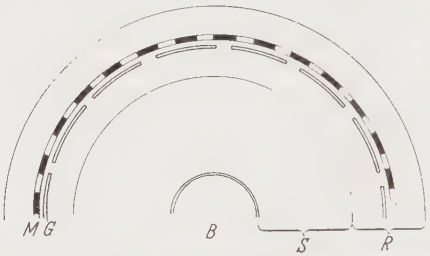

Abb. 6. Anordnung zur Prüfung der Bewegungssehschärfe. *B* Fliegenbehälter, *S* innere Drehscheibe, *R* äußerer Ring, *G* Gitter, *M* Musterzylinder.

Da man die Tiere, wenn man die Drehreaktion beobachten will, nicht am Ort fixieren kann, so können sie sich nicht immer genau im Zentrum der Versuchsanordnung befinden. Trotzdem kann man bei der Enge des Behälters im Durchschnitt ruhig die Winkelberechnungen auf das Zentrum beziehen; außerdem waren die Bedingungen so gewählt, daß Spielraum blieb für Veränderungen der Winkelgrößen, je nach dem etwas näheren oder weiteren Abstand der Versuchstiere, ohne daß sich Fehlerquellen ergaben. Die Winkelgröße eines 2-cm-Spaltes beträgt bei 77 cm Gitterumfang 9,4°. Der Fliege ist also jetzt geboten in einem ruhenden homogenen Umfeld (weißes „Gitter") eine begrenzte, in der Exkursion genau definierte Bewegung (Konturenverschiebung des Musters in den Spalten des „Gitters"), aber diese begrenzte Bewegung rund um das Tier im ganzen Gesichtsfeld wiederholt.

Die Fliegen drehen ausgezeichnet in dieser Anordnung, am besten bei einer Drehgeschwindigkeit, bei der für den Beobachter keine Konturenverschiebung in den Spalten mehr sichtbar ist, sondern nur noch

deutlich gerichtete Bewegung auf grauem Grund. Sie hören erst auf bei einer Drehgeschwindigkeit, die so schnell ist, daß auch der Beobachter, wenn alle anderen Anhaltspunkte ausgeschaltet sind, die Richtung einer (unbestimmten) Bewegung innerhalb der Spalten nicht mehr angeben kann.

Auch ohne den weiter unten erwähnten Versuch am Menschen zum Vergleich zu benutzen, kann man also sagen, daß die Drehkraft einer im ganzen Gesichtsfeld wiederholten, gleichmäßig begrenzten Bewegung größer ist als die verankernde Wirkung der ruhenden Konturen, die sie begrenzen. Die im ganzen Gesichtsfeld wiederholte objektive Bewegung schließt sich in ihrer Wirkung auch über bewegungslose Zwischenräume zusammen zu einer Bewegung *des* Gesichtsfeldes. Das Wandern der objektiv ruhenden Gitterstäbe durch das Gesichtsfeld, das als Folge der Eigenbewegung auftritt, bleibt dagegen ohne Einfluß; wir stellen also hier noch einmal, wie schon bei den Libellenlarven, fest, daß nicht jede Bildverschiebung über das Auge als Bewegung wahrgenommen wird, *sondern nur die, die in der Ruhestellung andauert* (vgl. S. 309). Das Verhalten der Fliegen in diesem Versuch kann nicht als Menotaxis, auch nicht im ursprünglichen Sinn, bezeichnet werden, da es aus der Definition „Festhalten an einer Reizverteilung" ganz herausfällt.

Wenn man jetzt, um die Grenzbedingungen festzustellen, die Abstände der Gitterspalten erweitert und die Spaltbreiten herabsetzt, so ergibt sich: Die Abstände können auf 4 cm erweitert und die Spaltbreiten auf 1,1 cm reduziert werden, und die Tiere drehen noch richtig; bei dieser Spaltbreite konnten die Abstände auch noch weiter vergrößert werden. Bei 5 cm Abstand und 0,5 cm Spaltbreite aber reagiert kein Tier mehr richtig. Die Fliegen laufen wahllos auf dem Gefäßboden herum. *Als letzte wirksame Gitteröffnung wurde eine Spaltbreite von 1—1,1 cm gemessen, was umgerechnet auf den Gitterumfang eine Winkelgröße von 4,7—5,2° bedeutet. Unter diese Spaltbreite konnte in keinem Falle heruntergegangen werden.*

5° ist bei der Fliege weniger als der Öffnungswinkel zweier und mehr als der eines Ommas, wenn wir die mittlere Winkelgröße für ein Omma = 3° annehmen. Für einen Bewegungseindruck genügt also eine zuverlässig sichere Exkursion von einem Omma zum anderen auf der ganzen Augenquerachse; eine geringere genügt nicht. Das gleichzeitige Auftreten einer Bewegung von minimaler Exkursion, aber überall gleicher Richtung an sehr vielen Stellen des Auges ruft dieselbe Reaktion hervor wie die kontinuierliche Drehung des ganzen Umfeldes.

Diese Ergebnisse stehen in Beziehung zu den Ergebnissen der neuen Lichtkompaßversuche von v. Buddenbrock und Schulz (7). Sie untersuchten, um wieviel Grad ein Lichtstrahl versetzt werden mußte, um eine Kompaßreaktion bei den Versuchstieren, Käfern usw. hervorzurufen. Es ergab sich, daß der Minimalwinkel, auf den mit 100%iger Sicherheit von einem Tier angesprochen wurde, gleich dem Öffnungswinkel eines Ommas ist, also der Verrückung von einem Omma zum benachbarten entspricht.

Um auch für diesen Fall eine deutlichere Vorstellung von der subjektiven Situation zu haben, baute ich in die schon erwähnte für menschliche Versuchspersonen geeignete Drehzylinderanordnung ein „Gitter" ein. Die Versuche ergaben, daß das Gitter bald nach Einsetzen der Zylinderdrehung anfängt, sich zusammen mit der Versuchsperson gegen ein scheinbar ruhendes Umfeld zu bewegen. Das Gitter hebt die induzierende Wirkung der Umfeldbewegung nicht auf, obwohl es mehr als die Hälfte der Bewegung fortnimmt und die Kontinuität unterbricht. Die induzierte Objekt- *und* Eigenbewegung wird als kontinuierliche, einheitliche Drehbewegung wahrgenommen. In Anbetracht der Gegenständlichkeit, die das „Gitter" wohl für den Menschen, aber sicher nicht für die Fliege besitzt, ist uns hier ein sicherer Rückschluß auf die Wahrnehmungen der Fliege verwehrt. Immerhin ist das nächstliegende anzunehmen, daß die Kreisbewegungen auch in diesem Fall dazu dienen, eine scheinbare, induzierte kontinuierliche Passivbewegung gegen das Umfeld aufzuheben.

8. Versuche über stroboskopische Bewegung.

a) Fragestellung und Vorversuche.

Der Zweck dieser Arbeit war, das Vorhandensein eines typischen, zentralen Bewegungsphänomens bei Insekten festzustellen, und zwar an Hand des Auftretens von Scheinbewegungen. Für *Aeschna*-Larven ist dies im ersten Teil der Arbeit gelungen: sie zeigen die Schnappreaktion, die sie typischerweise nur gegenüber bewegten Objekten haben, auch gegenüber unbewegten Objekten unter Bedingungen, die beim Menschen Scheinbewegung erzeugen.

Die Untersuchungen an Fliegen ergaben bisher, daß sie gegenüber einzelnen bewegten Objekten keine Reaktion zeigen, dafür aber in der Drehtischanordnung auf Bewegung ihres Umfeldes sehr empfindlich reagieren. Diese Drehreaktion konnte nicht als menotaktisches Verhalten im engeren Sinne gedeutet werden, sondern entweder als Mitgehen mit einer als gerichtete Bewegung wahrgenommenen Umfelddrehung oder — mit größerer Wahrscheinlichkeit — als Kompensationsbewegung, mit der eine scheinbare Eigenbewegung in entgegengesetzter Richtung aufgehoben wird. Weitere Versuche über das Wahrnehmen von Scheinbewegung können also bei Fliegen mit Aussicht auf Erfolg in einer Anordnung gemacht werden, in der die wirkliche Umfeldbewegung durch eine wahrgenommene Scheinbewegung ersetzt werden soll.

In allen bisherigen Versuchen hatten wir es mit Bewegungen zu tun, bei denen die Bildpunkte bzw. Konturen sich kontinuierlich über das Auge von Omma zu Omma verschoben. Wenn wir jetzt dazu übergehen, das Auftreten von stroboskopischer Scheinbewegung zu prüfen, müssen wir Anordnungen herstellen, in denen sich das optische Bild des Umfeldes nicht kontinuierlich verschiebt, sondern sprunghaft seine Lage verändert.

Daß ein einfaches Versetzen des Musterzylinders in der Drehtischanordnung keine Wirkung auf die Tiere hat, ist schon oben beschrieben worden und einer der Gründe dafür, daß die Drehreaktion nicht als eine im strengen Sinn menotaktische oder Kompaßreaktion anzusehen ist.

Die optimalen Bedingungen für das Auftreten von stroboskopischer Bewegung sind aber natürlich mit einem solchen einfachen Versetzen nicht hergestellt. In Analogie zu den Verhältnissen beim Menschen ist das Phänomen erst bei großen Geschwindigkeiten des Lagewechsels zu erwarten.

Bei diesen Versuchen war ich darauf angewiesen, die Hilfsmittel des Psychologischen Instituts zu benutzen. Ich möchte daher an dieser

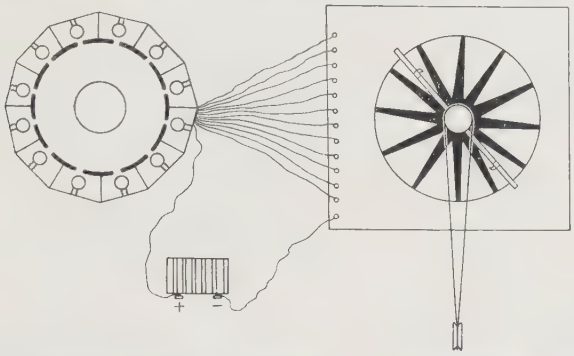

Abb. 7. Lampenanordnung zur Erzeugung von stroboskopischer Bewegung. Erklärung S. 325 u. 326.

Stelle Herrn Prof. W. Köhler für die freundliche Unterstützung meiner Arbeit durch Überlassung der Apparatur bestens danken.

Versuch I. In einem zwölfeckigen flachen, offenen Holzkasten steht ein weißer Pappzylinder von 15 cm Durchmesser mit 12 je 1 cm breiten, 8 cm hohen Spalten. In der Mitte jedes Kastenwandfeldes ist eine Taschenlampenbirne angebracht, so daß sich hinter jeder Zylinderspalte eine Birne befindet (Abb. 7, links).

Der Zylinder ist innen mit Pergamentpapier ausgekleidet, um die Lichtquelle zu verschleiern, und jeder Spalt ist mit der dazugehörigen Birne von den benachbarten lichtfest abgedichtet. Um ein regelmäßiges Nacheinanderaufleuchten der Spalten zu erreichen, wird der Strom vom Akkumulator in eine Drehscheibe mit 2 Kontaktfedern geführt. Diese schleifen beim Drehen der Drehscheibe auf 12 entsprechend im Kreis darunter angeordneten Metallstiften, die den Kontakt mit den 12 Birnen schließen. Dann leuchten immer *2 diametral gegenüberstehende Balken gleichzeitig* auf. (2 Balken von entsprechender Winkelbreite genügen in der Drehtischanordnung bei kontinuierlicher Bewegung völlig, um die Tiere reagieren zu lassen.)

Mit der Schnelligkeit der Drehung der Drehscheibe kann man die Schnelligkeit des Nacheinanderaufleuchtens regulieren. Für den Beobachter hat sich im verdunkelten Raum eine einwandfreie stroboskopische

Bewegung der beiden Balken um den Zylinder ergeben. Die Fliegen dagegen reagieren überhaupt nicht; sie lassen sich bei keiner noch so guten Bewegung (für den Beobachter) in Drehrichtung ablenken. Ich habe die Geschwindigkeiten vom ganz langsam Nacheinanderaufleuchten bis zum Simultanstadium (höchste Drehgeschwindigkeit über 100 cm Sek.) variiert. Auch wenn statt 2 Balken je 4 gleichzeitig exponiert werden, tritt keine Reaktion ein.

Da bei dieser Anordnung das für die Klarheit der stroboskopischen Bewegung wichtige Verhältnis von Leuchtzeit zu Dunkelzeit nicht variiert werden konnte, ist der Schaltteil dieser Apparatur folgendermaßen verbessert worden (Abb. 7, rechts): In eine kreisrunde Platte aus Isoliermaterial sind 12 keilförmige Metallsegmente voneinander isoliert eingelassen, so, daß die Spitzen gegen die Mitte gerichtet sind und sie am Rand mit dem breitesten Ende zusammenstoßen. Auf der geglätteten Fläche schleifen 2 Kontaktfedern, die an einer waagerechten Stange darüber angebracht sind und durch Stellschrauben in jeder Lage fixierbar sind. In der Mitte der Kreisfläche steht die drehbare Achse, die diese Stange trägt. Mit Hilfe eines Schnurlaufs auf der Achse kann die Stange durch einen Motor in Drehung versetzt werden. Der eine Pol des Akkumulators ist mit der Achse und damit mit den Kontaktfedern, der zweite über die Birnen mit den Metallsegmenten verbunden. Sind die Schleiffedern weit vom Mittelpunkt befestigt, so schleifen sie über den breitesten Teil der Kontaktsegmente, die von schmalen Isolierstreifen getrennt sind; nahe am Mittelpunkt schleifen sie dagegen bei der Drehung über das schmale Ende der Metallsegmente und das breite der Isolierschicht. Auf diese Weise kann man durch Verschieben der Federn von innen nach außen jedes beliebige Verhältnis von Leuchtzeit zu Pause herstellen.

Bei keiner der möglichen Kombinationen gelang es, die Fliegen in Richtung der Schein-Drehbewegung abzulenken. Für die Feststellung des Vorkommens von stroboskopischer Bewegung würde *ein* positives Resultat in einer beliebigen kritischen Anordnung genügen; um aber das negative Ergebnis gegen jeden Zweifel zu sichern, müssen in jeder Beziehung optimale Bedingungen hergestellt sein. Da hier nun zwar das Verhältnis von Pause und Leuchtzeit, nicht aber die Sprungweite variierbar war und letztere über relativ große Bereiche des Auges ging, baute ich wieder eine neue Apparatur, bei der jetzt die Sprungweiten variiert werden konnten.

Versuch II. In dieser Anordnung wird die stroboskopische Bewegung statt durch sprunghaftes Nacheinanderaufleuchten der Balken durch ein intermittierendes Belichten des gedrehten Streifenmusters erzielt (Abb. 8).

Auf einem niedrigen Tisch dreht der Drehtisch, auf der Innenscheibe der Behälter mit den Fliegen. Um eine stetige genau zu messende und zu regulierende Drehung des Drehzylinders zu erhalten, wurde nicht mehr mit der Handkurbel gedreht, sondern zum Antrieb ein Elektromotor mit davorgeschaltetem Widerstand genommen. Als Lichtquelle diente eine 100kerzige Milchglasbirne, eingeschlossen in einen Metallzylinder, aus dessen Grundfläche ein 1 cm breiter, 5 cm langer Spalt ausgeschnitten ist. Der leuchtende Spalt befindet sich senkrecht über der Drehtischmitte in 60 cm Höhe. Die intermittierende Belichtung wird erzeugt durch eine knapp unter dem Spalt horizontal rotierende Episkotisterscheibe. Diese sitzt direkt auf der Achse eines kleinen Ventilatormotors, der ebenfalls mit einem Widerstand in seiner Tourenzahl regulierbar ist. Der leuchtende Spalt steht radial

zur Episkotisterachse, so, daß beim Passieren des offenen Sektors die größtmögliche Lichtmenge hindurchgelassen wird. Auf diese Weise wird trotz minimaler Belichtungszeit und langer Pause eine genügende Helligkeit erzielt sowohl für die Reaktionen des Tieres wie für ihre Beobachtung. Die Umdrehungszahl des Musterzylinders, die Umdrehungszahl der Episkotisterscheibe und das Verhältnis von Pause zu Belichtungszeit = offenem Sektor zu geschlossenem Teil der Scheibe sind genau zu bestimmen. Daraus läßt sich die Exkursion der Musterbewegung während der Belichtung und während der Dunkelzeit berechnen.

Die Trommelumdrehung wird mit der Stoppuhr abgestoppt. Die Episkotisterumdrehung wird auf folgende Weise bestimmt: Es werden in den Rand der Scheibe eine Anzahl Löcher gestanzt und durch eine Glasröhre während der Drehung Luft darauf geblasen. Der so entstandene Ton wird auf einem Intervallapparat bestimmt und die Schwingungszahl, dividiert durch die Löcheranzahl, ergibt die Zahl der Umdrehungen. Als später ein Tourenzähler vorhanden war, wurde diese Berechnung nachgeprüft und als genügend genau befunden.

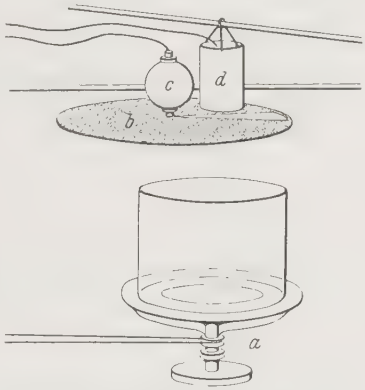

Abb. 8. Episkotisteranordnung zur Erzeugung stroboskopischer Bewegung. *a* Drehtisch mit Glaszylinder, *b* Episkotisterscheibe, *c* Motor, *d* Lampenkasten.

Damit unser Versuch kritisch ist, müssen 3 Bedingungen erfüllt sein: Die 1. Bedingung ist, daß die Exkursion der tatsächlichen Bewegung während der Belichtung so klein ist, daß eine Reaktion der Tiere nicht auf diese wirkliche Bewegung zurückgeführt werden kann. Die Bewegung muß also innerhalb eines Ommenöffnungswinkels bleiben, d. h. (vgl. S. 322) bedeutend kleiner sein als 3^0.

Die 2. Bedingung ist die, daß die Umdrehungszahl des Episkotisters so hoch und damit die Bildfolge so schnell ist, daß (analog dem Phänomen beim Menschen) die Flimmergrenze überschritten ist. (Die gesehene Bewegung ist für unsere Augen bei dieser Anordnung erst bei einer Umdrehungszahl des Episkotisters von 20 pro Sek. optimal und ohne jedes Flimmern.)

Die 3. Bedingung ist die, daß der Sprung während der Dunkelzeit so weit geht, daß er sicher ein ganzes Omma überspringt; er muß also mindestens über 5^0 gehen (eine sukzessive Reizung benachbarter Sehelemente definiert ja die „wirkliche“ Bewegung).

Die Versuche hatten zunächst scheinbar kein einheitliches Resultat. Bei sonst völlig gleichen Bedingungen reagierten die Tiere gegenüber verschiedenen Streifenmustern verschieden. Bei den Mustern mit breiteren Streifen gingen sie meist mit der Scheinbewegung mit, bei Mustern mit schmalen Streifen aber blieben sie völlig unbeeinflußt. Eine Vergleichung der Streifenbreite mit der Größe ihrer Verrückung während der Dunkelzeit zeigte mir dann, daß die Tiere in allen den Fällen positiv reagierten, bei denen die Streifen um weniger als oder eben um

ihre eigene Breite versetzt wurden. Die folgende Tabelle zeigt die Reaktion einiger Tiere bei Drehung eines Musters von 4 Streifen von 1,6 cm Breite und variierter Sprungweite.

Tabelle 6.
4 Streifen zu 1,6 ccm = 7,2°. Episkotistergeschwindigkeit 20 pro Sek. Öffnung 10°.

Tiere Nr.	Zylinderumdrehung in Sekunden	Sprung in Grad	Reaktion
1	2	8,75	—
	2,2	8	+
2	2,2	8	+
	2,3	7,7	+
3	2,1	8,4	—
	2,2	8	—
	2,4	7,3	+
4	2,2	8	—
	2,4	7,3	+
5	1,8	9,8	—
	2,2	8	+
6	1,9	9,1	—
	2,1	8,4	+
	2,2	8	+
7	2,1	8,4	—
	2,3	7,7	+

Sowie die Sprungweite um ungefähr 1,5° größer ist als die Streifenbreite, hört die Reaktion auf. Die absolute Sprungweite ist nicht maßgebend: während alle Fliegen bei den Streifen von 7,2° Winkelbreite positiv reagieren, wenn der Sprung über weniger als 8° geht, reagieren sie bei gleicher oder geringerer Sprungweite negativ, wenn die Breite der Streifen nur 2,3 Winkelgrade beträgt (Tabelle 7).

Für den Menschen ist nachgewiesen worden, daß die sprunghaften Verschiebungen einer Abbildung oder eines Musters in sich selbst ebenso gute, d. h. echte, stroboskopische Bewegung ergeben wie die Sprünge über einen homogenen Grund, da phänomenal alle Bildteile die Gesamtbewegung gleichmäßig mitmachen. Bei einem Wesen jedoch, das, wie die Fliege, in diesen Versuchen, versagt, also offenbar keine Bewegung mehr sieht, sowie der Bildsprung über homogenen Grund geht, müssen wir fragen, ob ihre Reaktionen bei Verschiebung der Streifenbilder in sich selbst nicht auch ohne Annahme von stroboskopischer Bewegung zu verstehen sind. Bei jeder derartigen Versetzung — das gilt bei einem mittleren Ommenwinkel von 3° auch noch für Bildlücken von 1—2° — tritt nämlich bei jedem Balken einmal eine Verschiebung der Streifenkontur von einem Omma zum nächsten auf, d. h. die normalen Bedingungen für das Sehen von Bewegung sind hier bei einer Ommenreihe pro Streifen immer noch erfüllt (Abb. 9*x*). Daß eine solche Minimalverrückung von einem Omma zum anderen, wenn sie gleichzeitig an vielen Stellen des Umfeldes gleichgerichtet auftritt, genügt, um die Tiere zur Drehreaktion zu bringen, wissen wir schon. Die positiven Resultate können damit auch als Reaktion auf die unter diesen Bedingungen auftretenden minimalen wirklichen (d. h. retinalen) Bewegungen verstanden werden.

Tabelle 7. 10 Streifen zu 0,5 cm = 2,3°. Episkotistergeschwindigkeit 20 pro Sek. Öffnung 10°.

Zylinderumdrehung in Sekunden	Sprung in Grad	Reaktion
2,2	8	—
2,8	6,3	—
Bei wirklicher Bewegung		+

Bei dieser Überlegung haben wir uns allerdings nur auf das Verrücken des Streifens, d. h. der *schwarzen Abbildung* bezogen. Sehen wir von dem Figur-Grund Unterschied ab und behandeln wir alle Konturen als gleichwertig, dann wird deutlich, daß beim Verrücken der Balken in sich oder eben um die eigene Breite außer dem Fortschreiten von Schwarz aus einem Elementarsehfeld ins nächste auch ein entsprechendes Fortschreiten von Weiß (am rückwärtigen Balkenrand, Abb. 9*y*) stattfindet. Dieses Vorrücken von Weiß aus einem Elementarsehfeld ins nächste tritt auch bei jedem sprunghaften Verlagern der Balken auf, während das Vorrücken von Schwarz (am vorderen Balkenrand, Abb. 9*x*) in diesen Fällen ausbleibt. Stattdessen findet am vorderen Balkenrand jetzt gleichfalls ein „Vorrücken" von Weiß statt, diesmal aber in umgekehrter Richtung. Von den beiden minimalen entgegengesetzten „Bewegungen" wird man annehmen können, daß sie sich gegenseitig aufheben. Damit

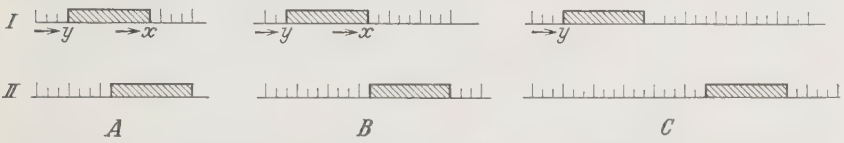

Abb. 9. Schemata der Verrückungen in je zwei aufeinanderfolgenden Expositionen eines Streifenmusters. Die kleinen Teilstriche entsprechen einem Winkelgrad, die großen einem Elementarsehfeld. *A* Verrückung um 4°, positive Reaktion; *B* Verrückung um 8°, positive Reaktion; *C* Verrückung um 14°, keine Reaktion, *x* und *y* siehe Text S. 329.

ist das qualitativ veränderte Verhalten der Fliegen beim Übergang von einem sprunghaften Verschieben der Streifen in sich zum Sprung über homogenen Grund ohne weiteres verständlich gemacht.

Die Ergebnisse von Versuchen, in denen auch diese letzte Fehlerquelle korrigiert war, sind durchweg negativ ausgefallen. Da aber für den menschlichen Beobachter, wenn alle möglichen Fehlerquellen ausgeschlossen waren, die Scheinbewegung in dieser Anordnung oft ihre Richtung wechselte oder hin und her schlug, wurde noch eine letzte Anordnung ausgearbeitet, bei der man unter Ausschaltung aller denkbaren Versuchsfehler und günstigsten Bedingungen in ein und demselben Versuch das Verhalten der Tiere beim Wechsel von kontinuierlicher zu springender Umfeldbewegung unmittelbar beobachten konnte.

b) Hauptversuch.

Die Anordnung beruht auf dem Prinzip der Vertauschbarkeit der eigentlichen Musterbewegung mit der passiven Eigenbewegung gegen das Muster (es ist bekanntlich für den Ausfall der Reaktion gleichgültig, ob die Fliegen auf der inneren Drehscheibe gegen das Muster gedreht werden oder ob das Muster um die ruhende Innenscheibe mit den Fliegen bewegt wird).

Auf der inneren Drehscheibe sitzen die Fliegen in ihrem kleinen Glasbehälter. Auf dem äußeren Drehring steht der Glaszylinder (Abb. 10).

Er ist mit einem schwarzen „Gitter" ausgekleidet, das auf dem ganzen Umfeld verteilt, 40 Spalten von 0,4 cm Breite in Abständen von 1,6 cm frei läßt. Direkt an den äußeren Zylinder herangerückt stehen 2 Lampenkästen, die durch einen 0,5 cm breiten Schlitz je eine von zwei gegenüberliegenden Spalten von außen erleuchten. Wenn der Gitterzylinder gegen die Lampen gedreht wird, leuchten die Spalten intermittierend auf und führen dabei eine kurze Bewegungsexkursion aus, die vernachlässigt werden darf (vgl. S. 323), da sie beträchtlich unter 1 cm bleibt und immer nur an zwei Stellen des Gesichtsfeldes gleichzeitig auftritt. Während jeder Dunkelzeit „springen" die Spalten über mehr als 1 cm, also jedenfalls (s. S. 323) über jeweils 1 Omma weg.

Den Fliegen sind also zu Beginn des Versuches zwei leuchtende ruhende Spalten geboten. Dreht man nun die innere Scheibe mit den Fliegen, während das Gitter mit den Leuchtspalten ruht, so drehen die Tiere, wie zu erwarten, in entgegengesetzter Richtung. In dem Augenblick aber, indem man die innere Drehscheibe mit dem Zylinder in der Bewegung koppelt und die Fliegen zusammen mit dem Gitter gegen die ruhenden Lampen dreht, die Spaltbilder also intermittierend geboten werden, hört die Reaktion auf. Die Tiere laufen wahllos hin und her. Daß die Gitterbewegung vor den Spalten keine Wirkung tut, bestätigt sich, wenn man das Gitter vor den ruhenden Lampen gegen die auf der inneren Scheibe ruhenden Fliegen dreht: Die Laufrichtung wird überhaupt nicht beeinflußt. Innerhalb desselben Versuches ist also beim Wechsel von kontinuierlicher zu stroboskopischer Umfeldbewegung unter sonst unveränderten Bedingungen ein sofortiges Aussetzen der Drehreaktion zu beobachten.

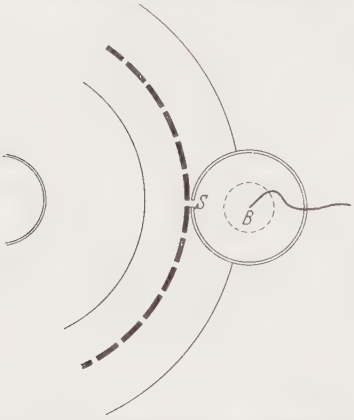

Abb. 10. Anordnung im Hauptversuch zur Erzeugung stroboskopischer Bewegung. *B* Birne, *S* Spalt des Lampenkastens.

Wir haben die Sorgfalt in der Ausarbeitung der Bedingungen jetzt soweit getrieben, daß wir mit aller Sicherheit behaupten können, daß es für die Fliegen kein stroboskopisches Bewegungssehen gibt. Ihre Bewegungswahrnehmung ist an kontinuierliche Bildverschiebung, d. h. an sukzessive Reizung benachbarter Ommen gebunden.

Versuche mit *Aeschna*-Larven ergaben gleichfalls kein für stroboskopische Bewegung positives Resultat, doch scheiterten die Versuche in diesem Fall zum Teil schon an technischen Schwierigkeiten, da die Bewegungsempfindlichkeit der Libellenlarven, wie ich schon betonte, keineswegs so groß ist wie die der Fliegen.

Aus den Beobachtungen v. Buddenbrocks (7a) geht hervor, daß auch für Balanus schon eine Unterscheidung von kontinuierlicher Bewegung und sprunghafter Verrückung besteht. Auf die Verrückung eines Lichtstrahls reagiert das Tier durch Einziehen seiner Rankenfüße, bei kontinuierlicher Verschiebung bleibt die Reaktion aus.

E. Vergleichende Versuche mit Coccinelliden.

Nachdem das Ergebnis, was die stroboskopische Bewegung anlangt, für die Fliegen so ausgesprochen negativ ausgefallen ist, liegt es nahe zu prüfen, ob die typischen Lichtkompaßtiere gleichfalls in unserer Anordnung versagen. Ein Ausbleiben jeder Reaktion auch bei solchen Tieren würde unsere Anordnung verdächtig machen; bei einem positiven Ergebnis dagegen wäre weiter zu fragen, ob in diesem Falle die Reaktion auch wirklich auf stroboskopisches Bewegungssehen bezogen werden darf. Ich wählte *Coccinella*, weil die jüngsten Lichtkompaßversuche (von Buddenbrock, Willrich) mit diesen Käfern ausgeführt wurden und auch Radl und Schlieper in ihren Drehtischanordnungen gute Resultate erzielten. Wie zu erwarten, reagieren die Coccinellen in der im vorigen Kapitel beschriebenen Lampenanordnung gut, d. h. man kann sie im Gegensatz zu den Fliegen durch Versetzen der beiden gegenüberstehenden Leuchtbalken aus ihrer Laufrichtung ablenken. *Eine exakte Ablenkung erhält man aber nur bei einem so langsamen Versetzen der Leuchtstreifen, daß für den Beobachter längst keine stroboskopische Bewegung mehr zu sehen ist.* Die großen *Epilachia chrysomela* beschreiben vollkommene Kreise oder Spiralspuren, wenn die Lichtbalken in zwölf Sprüngen in der Zeit von 12 Sek. einmal um den Zylinder rücken. Die kleineren Coccinelliden *(C. septempunctata)* reagieren lebhafter und laufen auch schneller, für sie braucht man an Tagen, an denen sie sehr träge reagieren, etwa 10 Sek., wenn sie lebhafter sind, etwa 7,5 Sek. für einen Kreislauf. Dauert ein Umlauf nur etwa 5 Sek., so beschreiben sie nur etwa einen $^3/_4$ Kreis, d. h. sie können der Verrückung des einen Streifens nicht mehr gut folgen, und es kommen *entgegengesetzte* Wendungen zum zweiten nachfolgenden Streifen vor. Bei 3,5 bis 3 Sek. Umlaufszeit liefen sie einen Zickzackweg, sie vermögten überhaupt nicht mehr einem Lichtstreifen zu folgen, sondern wenden sich nach dem ersten Ruck in Versetzungsrichtung das nächste Mal in entgegengesetzter Richtung dem auf der anderen Seite schon auftauchenden zweiten Leuchtstreifen zu. Darüber hinaus bekommt man bei Zeiten, in denen bei uns stroboskopisches Bewegungssehen auftritt, überhaupt keine Reaktionen mehr. Bringt man bei langsamen Drehzeiten Fliegen und Coccinellen gleichzeitig in die Anordnung, so sieht man die Coccinellen Kreise beschreiben, während die Fliegen wahllos herumlaufen.

Entscheidend für die Beurteilung des Verhaltens ist, daß — im Gegensatz zu Fliegen und *Aeschna*-Larven — *Coccinella* im Drehzylinder die für Menotaxis im engeren Sinne charakteristische Reaktion gibt: Sie folgt auch einer einmaligen Versetzung eines Musters. Sie stellt sich z. B. bei einem Muster von zwei 1,2 cm breiten Schwarzstreifen so ein, daß sie auf einen Streifen zuläuft, und biegt, wenn man ihn in einer Dunkelpause versetzt hat, bei Wiederbelichtung um den Versetzungswinkel von ihrer Laufrichtung ab. Dreht man den Zylinder in der Dunkelzeit um mehr als 90^0, so wendet sich das Tier nach der entgegen-

gesetzten Seite dem zweiten Streifen zu, der mit seiner Laufrichtung den kleineren Winkel bildet, genau wie es v. Buddenbrock für seine Anordnungen beschreibt. Auch bei kontinuierlicher Bewegung von zwei Streifen bei einer Drehgeschwindigkeit von 4 Sek. reagiert *Coccinella* mit deutlich erkennbaren ruckartigen Wendungen, bei denen sie sich auf den Hinterbeinen aufrichtet. Bei der trägen *Epilachia* tritt die Wendung immer erst ein, wenn ein Streifen schon so weit vorbeigewandert ist, daß das Tier sich in der Mitte der beiden Streifenbilder befindet. Bei einer Geschwindigkeit von 2 Sek. sind einzelne ruckhafte Wendungen nicht mehr zu beobachten.

Merkwürdig schlecht reagieren die Tiere im Gegensatz zu den Fliegen auf Drehung der beiden Streifenmuster von 1,25 : 1,25 und 2,5 : 2,5 cm Breite, obwohl diese Muster nicht zu fein für das Auflösungsvermögen von *Coccinella* sein können, denn Buddenbrock gibt die Ommenöffnung als 4—5° an.

Bei dem schmalen Streifenmuster sind auch bei langsamster Drehung kaum Ablenkungen zu beobachten; sehr viel besser als das breite Muster wirkt ein solches mit 8, am besten eines mit nur 4 Streifen. Diesmal ist eine starke Gliederung des Musters, ein allseitiges Erfülltsein des Umfeldes mit Kontur *geradezu ungünstig* für die Ablenkung. Es tritt also genau das ein, was nach den Überlegungen von S. 301 für solche Tiere zu erwarten ist, die nicht die Richtung einer Bewegung unmittelbar unterscheiden, sondern nur Lageveränderungen wahrnehmen.

Nach diesen Versuchen soll nicht etwa behauptet werden, daß größeren Gruppen oder ganzen Ordnungen von Insekten ein echtes Bewegungssehen überhaupt fehlt. Das Verhalten der Raubkäfer macht dies schon unwahrscheinlich. Auf der anderen Seite möchte ich auch nicht annehmen, daß der Gegensatz in den Reaktionen von *Aeschna* und Fliegen einerseits und *Coccinella* andererseits sich allein darauf zurückführen ließe, daß der physiologische Moment (im Sinne von Uexküll's) im einen Fall besonders kurz, im anderen besonders lang wäre.

Die Versuche zeigen vorläufig, daß die zunächst so einheitlich scheinenden optomotorischen Reaktionen sich in zwei charakteristisch verschiedene Reaktionsformen auflösen lassen; im einen Fall haben wir es mit echten Bewegungsreaktionen zu tun, im anderen Fall können wir nur von Lagekorrekturen sprechen.

F. Versuche über stroboskopische Bewegung bei Fischen.

Die Versuche an Fliegen und *Aeschna*-Larven haben gezeigt, daß bei diesen für Bewegung so empfindlichen Insekten, denen ein echtes Bewegungssehen zugesprochen werden muß, das Phänomen der stroboskopischen Bewegung nicht auftritt. Daher schien es wichtig, dieselben Versuche an einem niederen Wirbeltier zu wiederholen, um den Grenzfall für das Auftreten des Phänomens zu finden. Unter den Fischen sind Stichlinge und Elritzen für gute optische Reaktionen bekannt.

Schiemenz machte mit ihnen Versuche auf der Drehscheibe und fand, daß bei Einstellung gegen die Strömung außer der optischen Orientierung eine an sich noch unanalysierte Fähigkeit, die Drehung an sich zu perzipieren, mitspielte, denn die Fische stellten sich auch in der Dunkelheit bei Drehung der Drehscheibe gegen die Strömung ein. Bei meinen Fischen konnte ich eine entsprechende Beobachtung nicht machen. Wurde in der Drehtischanordnung das Umfeld durch ein weißes, um den Außenzylinder gelegtes Papierband homogen gehalten, so ließ sich bei Drehung der inneren Scheibe mit dem Fischbehälter überhaupt keine bestimmte Einstellung der Fische feststellen, auch dann nicht, wenn der Behälter exzentrisch aufgestellt wurde. Sowie aber das weiße Papierband durch das gewöhnliche 1,25 : 1,25 cm Streifenmuster ersetzt wurde, schwamm der Fisch gegen die Drehrichtung seines Behälters an, im ganzen ziemlich genau seine Stellung zum Muster beibehaltend. Hier fand also die Orientierung ausschließlich auf optischem Wege statt. In die folgenden Versuche spielt Rheotaxis auf keinen Fall hinein, da stets der Streifenzylinder und nicht der Fischbehälter gedreht wird.

Auf eine Drehung des Streifenzylinders kann der Fisch auf zweierlei Weise reagieren. Entweder er schwimmt am Rande des Gefäßes mit der Bewegung mit im Kreise oder er steht senkrecht zur Gefäßwand und folgt der Drehung nur langsam mit den Augen. Dabei dreht sich bei einer Bewegung des Streifenmusters von rechts nach links das rechte Auge langsam nasalwärts, das linke kaudalwärts bis zur Extremstellung. Dann führt der Fisch mit den Augen und dem ganzen Körper einen Nystagmusruck in entgegengesetzter Richtung aus, der so stark ist, daß das Tier im ganzen sich in kleinen Rucken entgegengesetzt der Drehrichtung bewegt. Dieses Arbeiten gegen das Mitgenommenwerden von der Drehung tritt meist am Beginn der Versuche und auch manchmal zwischendurch auf, hält aber nie sehr lange vor. Schwimmt der Fisch am Rand des Gefäßes mit der Drehung mit, so kann man keine Augenbewegungen feststellen. Das ganze Verhalten der Fische läßt sofort einen den bisher untersuchten Insekten weit überlegenen Reaktionstypus erkennen, der eben beschriebene Wechsel zwischen zwei verschiedenen Reaktionsformen in der gleichen Situation wäre bei Fliegen nicht zu denken.

Fassen wir nur die Drehreaktion ins Auge, dann schließt sich das Verhalten der Fische unmittelbar den Reaktionen der Libellen und Fliegen an, die Bewegung und Bewegungsrichtung als solche wahrnehmen, und nicht den Kompaßreaktionen der Coccinelliden. *Die Fische drehen besonders gut bei schneller Bewegung der Zylinder mit vielen schmalen, allseitig verteilten Streifen und korrigieren ihre Lage zum Muster niemals bei plötzlichen einmaligen Verrückungen eines 4- oder 8-Balkenmusters ohne sichtbare Bewegung.*

Gehen wir nun zu der Frage der Wahrnehmung von stroboskopischer Scheinbewegung über, so wäre zu überlegen, ob nicht ein entsprechender Nachweis schon früher geliefert wurde.

Brecher (6) und Wissmann (17) haben im Institut v. Uexkülls gezeigt, daß der Kampffisch auf sein intermittierend gezeigtes Spiegelbild ebenso wie auf das dauernd gezeigte reagiert, wenn die Bildfolge nur schnell genug ist. Da aber gleichzeitige Versuche von Wissmann (17) lehren, daß der Kampffisch nicht nur auf ein bewegtes, sondern auf ein ruhendes Bild reagiert, kann die Beobachtung nicht (wie es auch nicht die Absicht der Verfasser war) als Nachweis stroboskopischen

Bewegungssehens für den Kampffisch gelten; sie gibt nur Aufschluß über die Tatsache der Bildverschmelzung und die Verschmelzungsgrenze. Wenn dagegen beobachtet wird, daß Hunde, die auf das ruhende Bild nicht reagieren, sich im Kino lebhaft interessiert zeigen, so kann dies als Nachweis der Existenz stroboskopischen Sehens bei diesen Tieren dienen. Allerdings wird die Frage um so weniger zweifelhaft, je höher wir in der Tierreihe kommen.

Bringen wir unsere Fische in die S. 327 genau beschriebene Anordnung, bei der ein gedrehtes Streifenmuster intermittierend beleuchtet wird, so stellen wir fest, daß sowohl Stichlinge wie Elritzen reagieren, wenn das betreffende Exemplar nur überhaupt gut in der Drehzylinderanordnung mitgeht. Es wird ein Umfeldmuster von 12 je 0,5 cm breiten Schwarzstreifen geboten. Die Episkotisterscheibe dreht sich 20mal in 1 Sek., der Zylinder einmal in 3 Sek., dann bewegt sich bei 10^0 Öffnungswinkel das Muster in der Dunkelzeit jedesmal um $5{,}6^0$, und die Streifen von $2{,}2^0$ Winkelbreite erscheinen in jeder Darbietung um mehr als das Doppelte ihrer eigenen Breite verrückt. Ein Verschmelzen oder Überlagern der Bilder ist, wenn man die verhältnismäßig hohe Sehschärfe des Fischauges in Rechnung stellt, ausgeschlossen, eine Unterscheidung der in den Belichtungszeiten auftretenden wirklichen Bewegung von etwa 10 Min. Winkelgröße mindestens sehr unwahrscheinlich. Für den menschlichen Beobachter bleibt *diese* Bewegung unmerklich, auch dann, wenn ihre Exkursion bei erhöhten Umdrehungszahlen des Zylinders sich noch vergrößert.

Unter diesen Bedingungen gehen die Fische ausgezeichnet mit der Bewegung mit, liefern also den Beweis, daß sie stroboskopische Bewegung sehen. Durch weitere Beobachtung unter variierten Bedingungen kann das noch weiter bekräftigt werden [1].

Wenn bei dieser Anordnung das Streifenmuster von 1,25 : 1,25 cm gedreht wird, kann man durch Ändern der Geschwindigkeit der Zylinderumdrehung erreichen, daß die Richtung der vom Beobachter gesehenen Bewegung sich umkehrt. Werden die Streifen während der Dunkelzeit um weniger als ihre eigene Breite versetzt, sieht man eine Bewegung nach vorwärts, d. h. in der wirklichen Drehrichtung; werden sie aber um mehr als um ihre eigene Breite verrückt, so sieht man eine Bewegung nach rückwärts. Das erklärt sich aus dem für stroboskopische Bewegung geltenden Gesetz, daß die Richtung der gesehenen Bewegung bestimmt ist durch die jeweils kürzeste Entfernung zwischen den in den Expositionsfolgen auftretenden identischen Objekten. Die Bewegung entgegen der tatsächlichen Drehrichtung kommt dadurch zustande, daß der Verrückungsabstand zwischen einem Balkenpaar jetzt nach dieser Richtung kleiner ist. Wenn das Muster sich um die Breite eines Balkens plus seinem Abstand zum nächsten verschiebt, decken sich die Balken in den

[1] Die Fische reagieren durchaus nicht in allen Anordnungen, die für die Untersuchung der Fliegen ausgearbeitet wurden, z. B. nicht in der als Hauptversuch beschriebenen Gitteranordnung (Abb. 10). Elritzen und Stichlinge gingen weder bei kontinuierlicher, noch bei sprunghafter Drehung der beiden Lichtspalten mit der Bewegung mit, da die Gliederung des Musters offenbar nicht ausreichte.

Expositionsfolgen und das Muster scheint zu ruhen. Verschiebt es sich genau um die Breite eines Balkens, so wechselt die gesehene Bewegungsrichtung sprunghaft (der Verrückungsabstand nach vorwärts und rückwärts ist gleich).

Drehen sich die Fische je nach den Bedingungen der Balkenverrückung in beiden Richtungen, also auch entgegen der tatsächlichen Zylinderbewegung, so ist damit nicht nur bekräftigt, daß die stroboskopische Bewegung sehen, sondern auch bewiesen, daß die minimale wirkliche Bewegungsexkursion des Zylinders in der Belichtungszeit keine Rolle in dieser Anordnung spielt.

Daß der Fisch ausgezeichnet reagiert *entsprechend der Richtungsänderung der vom Beobachter gesehenen Scheinbewegung*, zeigt die folgende Tabelle:

Tabelle 8.

1 Zylinderumdrehung in Sekunden	Elritze geht mit	Mensch sieht Bewegung
6	Richtig herum, etwas schneller als das Muster	Richtig herum
5,3	Richtig herum, Nystagmusrucke umgekehrt	Richtig herum
3,8	Richtig herum	Richtig herum
3	Nystagmus, dann richtig	Richtig herum
2,5	Schnell falsch herum, Nystagmusrucke richtig, dann wieder falsch	Abwechselnd richtig und falsch
2,2	Falsch herum, in 3,2 Sek.	Falsch herum
1,8	Falsch herum, in 4,1 Sek.	Falsch herum
1,4	Ganz langsam falsch, unregelmäßig	Ganz langsam falsch beinahe stehend

Wird bei der höchsten Umdrehungsgeschwindigkeit des Zylinders von 1,4 Sek. die Zimmerbeleuchtung eingeschaltet, dann muß ein gewisser Widerspruch zwischen der nun auch sichtbaren wirklichen und der noch immer sichtbaren stroboskopischen Bewegung auftreten. Tatsächlich erscheint das Muster dann stehend, Grau in Grau und der Fisch reagiert, indem er sofort stehenbleibt. Wird dann die intermittierende Beleuchtung aufgehoben, dann dreht sich der Fisch in größter Geschwindigkeit entsprechend der hohen Umdrehungszahl um sich selber, bleibt dazwischen aber öfters unbeweglich stehen. Für den Beobachter erscheint die Bewegung bei dieser Geschwindigkeit schon sehr verschwommen.

Wenn man während des Versuches die Umdrehungszahl kontinuierlich verändert, werden diese Ergebnisse in der Weise beeinflußt, daß der Fisch die einmal angenommene Bewegungsrichtung länger beibehält und z. B. noch bei einer Geschwindigkeit von 2,3 Sek. Zylinderumdrehung in der richtigen Richtung mitgeht, während er sonst, wie in der Tabelle zu sehen ist, falsch herumgeht. Deshalb ist es nötig, den Versuch immer mit der kritischen Geschwindigkeit beginnen zu lassen, um gleichbleibende Reaktionen zu bekommen.

Die Versuche beweisen die Existenz stroboskopischer Bewegung und eines dem menschlichen verwandten echten Bewegungssehens bei den

niederen Wirbeltieren: stroboskopisches Bewegungssehen ist danach nicht an eine Lage der optischen Zentren im Großhirn gebunden.

G. Zusammenfassung der Ergebnisse.

1a) *Aeschna*-Larven machen im Drehzylinder die Bewegung des Umfelds mit, und zwar um so besser, je größer die Zahl der auf dem Zylinderumfang verteilten Vertikalstreifen ist.

b) Bei *Aeschna*-Larven läßt sich eine typische Scheinbewegung, d. h. induzierte Objektbewegung, nachweisen. Sie schnappen bei andauernder gleichgerichteter Bewegung des Umfelds nach ruhenden Objekten auf homogenem Grund.

c) Es gibt bei ihnen eine Nachwirkung der gesehenen Bewegung: nach Abblenden einer längeren Drehung des Streifenzylinders schnappen sie nach ruhenden Objekten.

d) Die Nachwirkung der Bewegung ist bei verschiedenen Beuteobjekten verschieden lange zu beobachten; der Schnappreflex tritt bei kleinen, roten, unregelmäßig begrenzten Objekten noch auf, während er gleichzeitig bei größeren, schwarzen, glatt konturierten bereits ausbleibt.

e) Das ab und zu vorkommende Schnappen nach ruhenden Beuteobjekten (ohne vorangegangene oder gleichzeitige Umfeldbewegung) ist durch Bewegungswahrnehmung bei passiver Eigenbewegung zu erklären.

2a) Die Drehreaktion der Fliegen im Streifenzylinder ist abhängig von der Anzahl und Verteilung der senkrecht zu ihrer Erstreckung sich verschiebenden Konturen des Gesichtsfeldes und von der Anzahl der Zylinderumdrehungen pro Sek.

b) Es wird festgestellt, daß die Reaktionen der Fliegen im Streifenzylinder nicht als Lagekorrekturbewegungen zu verstehen sind, sondern abhängen von der wahrgenommenen Bewegungsrichtung des ganzen Umfeldes.

c) Die Bewegungsreaktionen und Zwangshaltungen im gedrehten Zylinder sind als Drehungen um die Achse der Umfeldbewegung einheitlich zu verstehen.

d) Die Übereinstimmung der durch gesehene Bewegung hervorgerufenen Zwangshaltungen mit den bekannten Zwangshaltungen und Manegebewegungen von teilweise geblendeten oder ungleich gereizten Insekten erlaubt eine einheitliche Deutung aller optischen Zwangsbewegungen.

e) Parallelversuche am Menschen geben die Möglichkeit, die Bewegungen im Drehzylinder als Kompensation einer induzierten Eigenbewegung zu erklären.

f) Der mittlere Ommenöffnungswinkel in der Augenquerachse beträgt bei der Stubenfliege 3^0. Da die sichere Verschiebung einer Streifenkontur von einem Omma zum anderen, die gleichzeitig an vielen Stellen des Gesichtsfeldes auftritt, nötig, aber ausreichend ist, um eine Drehreaktion hervorzurufen, bestimmt sich die Bewegungssehschärfe (Minimalexkursion) mit 5^0.

g) Versuche über stroboskopische Bewegungswahrnehmung haben nach Ausschaltung aller Fehlerquellen und unter optimalen Bedingungen bei Fliegen ein negatives Resultat.

3. Vergleichende Versuche an Coccinelliden ergeben, daß sich alle Bewegungsreaktionen dieser Tiere im Drehzylinder als Lagekorrekturen (ohne echtes Bewegungssehen) verstehen lassen.

4. Versuche mit Elritzen und Stichlingen zeigen, daß bei den Fischen stroboskopisches Bewegungssehen auftritt, und zwar entsprechen die Abhängigkeitsverhältnisse für die Richtung der gesehenen Bewegung vollkommen denen, die für den Menschen gelten.

Literaturverzeichnis.

1. **Alverdes, Fr.:** Beobachtungen an Ephemeriden- und Libellenlarven. Biol. Zbl. **43** (1923/24). — 2. **Alverdes, Fr.:** Körperstellung und Lokomotion bei Insekten nach Eingriffen am Gehirn. Biol. Zbl. **45** (1925). — 3. **Baldus, K.:** Experimentelle Untersuchungen über die Entfernungslokalisation der Libellen *(Aeschna cyanea.)* Z. vergl. Physiol. **3** (1926). — 4. **Baldus, K.:** Untersuchungen zur Analyse der Zwangsbewegung der Insekten. Z. vergl. Physiol. **6** (1927). — 5. **Baumgärtner, H.:** Der Formensinn und die Sehschärfe der Bienen. Z. vergl. Physiol. **7** (1928). — 6. **Brecher, G. A.:** Entstehung und biologische Bedeutung der subjektiven Zeiteinheit — des Moments. Z. vergl. Physiol. **18** (1933). — 7. **Buddenbrock, W. v. u. W. Schulz:** Beiträge zur Kenntnis der Lichtkompaßbewegung und der Adaptation des Insektenauges. Zool. Jb. **52** (1933). — 7a. **Buddenbrock, W. v.:** Untersuchungen über den Schattenreflex. Z. vergl. Physiol. **13** (1930). — 8. **Dunker, C.:** Über induzierte Bewegung. Psychol. Forsch. **12** (1929). — 9. **Garrey, W. E.:** Light and the muscle tonus of Insects. The heliotropic mechanism. J. gen Physiol. **1** (1918). — 10. **Koehler, O.:** Sinnesphysiologische Untersuchungen an Libellenlarven. Verh. dtsch. zool. Ges. **29** (1883—90). — 11. **Köhler, W.:** Zur Theorie der stroboskopischen Bewegung. Psychol. Forsch. **4**. — 12. **Koffka, K.:** Die Wahrnehmung von Bewegung. Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, Bd. XII/2. — 13. **Hecht, S. and E. Wolf:** The visual acuity of the honey bee. J. gen. Physiol. **12** (1928/29). — 14. **Herter, K.:** Dressurversuche an Fischen. Z. vergl. Physiol. **10** (1929). — 15. **Herter, K.:** Weitere Dressurversuche an Fischen. Z. vergl. Physiol. **11** (1930). — 16. **Hertz, M.:** Über figurale Intensitäten und Qualitäten in der optischen Wahrnehmung der Biene. Biol. Zbl. **53**. — 17. **Wissmann:** Die Umwelt des Kampffisches *Betta splendeus.* Z. vergl. Physiol. **18** (1933). — 18. **Kühn, A.:** Die Orientierung der Tiere im Raum. Jena 1919. — Phototropie und Phototaxis der Tiere. Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, Bd. XII/1. Berlin 1929. — 19. **Mast, S. O.:** Photic orientation in insects with special reference to the drone-fly *Eristalis tenax* and the robber-fly *Erax rufibarbis.* J. of exper. Zool. **38** (1923/24). — 20. **Radl, E.:** Über die Lichtreaktion der Arthropoden auf der Drehscheibe. Biol. Zbl. **1902**. — 21. **Sälzle, K.:** Untersuchungen an Libellenlarven über das Sehen bewegter Objekte. Z. vergl. Physiol. **18** (1933). — 22. **Schiemenz, Fr.:** Der Verhalten der Fische im Kreisstrom. Z. vergl. Physiol. **6** (1927). — 23. **Schlieper, K.:** Farbensinn der Tiere und optomotorische Reaktionen. Z. vergl. Physiol. **6** (1927). — 24. **Schulz, W.:** Die Orientierung des Rückenschwimmers zum Licht und zur Strömung. Z. vergl. Physiol. **14** (1931). — 25. **Wertheimer, M.:** Experimentelle Studien über das Sehen von Bewegungen. Z. Psychol. **61**. — 26. **Willrich, U.:** Beiträge zur Kenntnis der Lichtkompaßbewegung und des Farbensinnes der Insekten. Zool. Jb. **49** (1931).

Lebenslauf.

Ich, Mercedes Gaffron, bin am 2. Juli 1908 als Tochter des Geh. Medicinalrates Dr. Eduard Gaffron und seiner Frau Hedwig geb. v. Gevekot in Lima (Peru) geboren.

Ich bestand das Abiturientenexamen an der Oberrealschule in Konstanz (Ostern 1927). Ich studierte neun Semester Philosophie und Naturwissenschaften und drei Semester Medizin in Berlin und Heidelberg.

Meine Lehrer waren Professor Hesse, Professor Köhler, Professor Trendelenburg, denen ich an dieser Stelle meinen Dank ausspreche.